



Université  
de Toulouse

# THÈSE

En vue de l'obtention du

## DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

---

Présentée et soutenue par :

**Eve MONOURY**

Le vendredi 15 Novembre 2013

Titre :

**Fonctionnement écologique des zones de dépôt dans les  
ruisseaux : contribution des invertébrés benthiques aux  
processus de décomposition des litières et de bioturbation**

---

Jury :

Régis CEREGHINO, *Pr., EcoLab, Université Paul Sabatier, Toulouse – Président du jury*  
Cristina CANHOTO, *Pr. auxil., Universidade de Coimbra, Coimbra – Rapporteur*  
Georges STORA, *DR, MIO, CNRS, Marseille – Rapporteur*  
Virginie BALDY, *MCF, IMBE, Université Aix-Marseille, Marseille – Examineur*  
Eric CHAUVET, *DR, EcoLab, CNRS, Toulouse – Examineur*  
Florian MERMILLOD-BLONDIN, *CR, LEHNA, Université Lyon I, Lyon – Examineur*  
Franck GILBERT, *DR, EcoLab, CNRS, Toulouse – Directeur de thèse*  
Antoine LECERF, *MCF, EcoLab, Université Paul Sabatier, Toulouse – Directeur de thèse*

---

**Ecole doctorale et discipline ou spécialité :**

ED SDU2E : Ecologie fonctionnelle

**Unité de recherche :**

Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, EcoLab UMR 5245

**Directeurs de Thèse :**

Franck Gilbert et Antoine Lecerf



## Remerciements

*En premier lieu, je tiens à remercier Cristina Canhoto et Georges Stora d'avoir accepté d'être rapporteurs de mon travail de thèse. Je remercie également les autres membres de mon jury Virginie Baldy, Eric Chauvet, Régis Céréghino et Florian Mermillod-Blondin d'avoir accepté d'examiner mon travail.*

*Mes plus grands remerciements vont à Franck Gilbert et Antoine Lecerf, mes directeurs de thèse. Je les remercie de m'avoir écoutée, soutenue et aiguillée, notamment lorsque les travaux du bâtiment se sont rallongés, et de m'avoir ainsi permis de réaliser ce travail de thèse dans les meilleures conditions possibles. Leur complémentarité a fait la force de leur encadrement.*

*Je remercie les deux directeurs successifs du laboratoire EcoLab, M. Eric Chauvet puis M. Jean-Luc Probst, pour m'avoir accueillie au sein de cette unité de recherche.*

*Merci à l'ensemble des membres de l'équipe BIOREF pour l'accueil que j'ai reçu et le soutien qu'ils m'ont témoigné.*

*Je voudrais également remercier les équipes pédagogiques de Biologie et d'Ecologie de l'Université Paul Sabatier pour m'avoir fait confiance et m'avoir permis de découvrir les joies de l'enseignement au cours de mes trois années de chargée d'enseignement.*

*Cette thèse a été réalisée dans le cadre d'un contrat doctoral ministériel, et soutenue par les projets SYLÉCOL (Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie), GAGILÉAU (Conseil Régional Midi-Pyrénées) et ADAPTEAU (ANR Changements Environnementaux Planétaires et Sociétés).*

*Un immense merci aux personnes qui m'ont aidée à la réalisation de mes recherches, je pense à nos ITA de chocs : Sylvain L., Frédéric J. et Didier L. bien évidemment, mais aussi pour la partie administrative, aux gestionnaires Cécile O. et Anne C. et aux secrétaires successives Christiane T. puis Régine S. Merci à Frédéric A. pour son aide pour les photos de macrofaune.*

*D'autres personnes ont également participé au bon déroulement de mes recherches, notamment sur le terrain, je pense au personnel du Syndicat Intercommunal d'Eau Potable du Sant, à mes stagiaires Mathilde et Laura. Je n'oublierai pas non plus le sacrifice forcé des nombreuses "bestioles" de la Montagne Noire. Ainsi que les chocolates et autres pumpets de la boulangerie de Sorèze.*

*La traversée de cette thèse a également été l'occasion de nombreuses rencontres et de partage grâce aux autres non-permanents. Je tiens donc à adresser un grand MERCI à : MONSIEUR Anatole (pas seulement un mentor mais aussi un fameux coéquipier, un auditeur attentif et un appui motivationnel sans faille), Anthony (le Sheldon le plus sympathique et le plus altruiste que j'ai pu trouver), Ingrid (pour le partage de la galère du 4R1, la course à pied et l'épreuve de la fin de thèse), Magali (la gentillesse incarnée), Benoit et Nabil (pour l'accueil dans le labo), et tous ceux qui ont pu passer par le Bureau 203 (Noël, Claudine, Yang, Mei, Fanny, Emilie et bien d'autres). Je leur souhaite à tous d'atteindre la réussite qu'ils recherchent.*

*Je remercie également mes Amis ainsi que ma Famille pour leur appui moral et leur compréhension de mon accaparement par la thèse.*

*J'aimerais remercier particulièrement mes Parents qui sont toujours présents pour moi, ils n'ont jamais cessés de me soutenir et de m'encourager. Je les remercie pour toutes les années d'études qu'ils m'ont permis d'accomplir sereinement, leurs heures de relecture, leur intérêt toujours aussi vif pour mes sujets d'étude. Je tiens à leur dire qu'ils n'ont rien à envier aux pélicans. ;-)*

*La palme d'or du soutien revient, bien évidemment, à mon mari, Damien, qui m'a encouragée et soutenue, tout au long de ce long périple qu'ont été mes études, puis la thèse. Sa présence à mes côtés depuis bientôt 10 ans et les concessions qu'il a su faire m'ont permis de construire mon avenir sans compromis. Je le remercie d'être toujours à mes côtés et d'avoir supporté et partagé mes humeurs changeantes de doctorante en écologie avec tout ce que cela implique de joie, de déception, de fatigue, de rage et de rigolade.*

*ZTDP*



*« The most exciting phrase to hear in science, the one that heralds new discoveries,  
is not "Eureka!" but "That's funny..." »*

*« En science, la phrase la plus excitante que l'on peut entendre, celle qui annonce  
de nouvelles découvertes, n'est pas "Eureka!" mais "C'est drôle..." »*

*Isaac Asimov (1920 - 1992)*



# SOMMAIRE

<b>Chapitre I. Introduction générale .....</b>	<b>11</b>
I.A. Géomorphologie fluviale, structuration du paysage par les cours d'eau .....	13
I.A.1. Géomorphologie fluviale.....	13
I.A.2. Dynamique sédimentaire.....	14
I.A.3. Le réseau hydrographique .....	16
I.B. La hiérarchisation de l'écosystème de ruisseau .....	18
I.B.1. Les unités morphodynamiques .....	18
I.B.2. La zone de dépôt .....	21
I.B.3. Altérations possibles du lit du ruisseau .....	21
I.C. Interactions organismes-habitats .....	23
I.C.1. La répartition des organismes dans le ruisseau .....	23
I.C.2. Impact des organismes sur leur habitat .....	28
I.D. Fonctionnement des zones de dépôt .....	29
I.D.1. La décomposition des litières .....	29
I.D.2. La bioturbation .....	32
 <b>Chapitre II. Objectifs et démarche scientifique .....</b>	 <b>37</b>
II.A. Problématique et objectifs .....	39
II.A.1. Problématique générale .....	39
II.A.2. Objectifs et organisation du travail de thèse .....	40
II.B. Approche méthodologique .....	43
II.B.1. Sites d'étude .....	43
II.B.2. Approche expérimentale .....	48
 <b>Chapitre III. Evolution saisonnière de l'écologie des zones de dépôt dans les ruisseaux forestiers .....</b>	 <b>55</b>
III.A. Avant-propos .....	57
III.B. Matériel et méthodes .....	60
III.B.1. Sites d'étude .....	60
III.B.2. Caractéristiques physiques de la zone de dépôt .....	60
III.B.4. Communauté de macroinvertébrés benthiques .....	63
III.B.5. Statistiques .....	66
III.C. Résultats .....	69
III.C.1. Les caractéristiques de l'habitat .....	69
III.C.2. La communauté macrobenthique .....	75
III.D. Discussion .....	103

III.D.1. Géomorphologie de la zone de dépôt : description et facteurs de variation .....	103
III.D.2. Communauté macrobenthique de la zone de dépôt .....	106
III.D.3. Taxa d'intérêt dans l'étude du remaniement sédimentaire de surface .....	113
III.E. Conclusion du chapitre .....	116

## Chapitre IV. Développement méthodologique : quantification du remaniement sédimentaire biologique de surface ..... **117**

IV.A. Avant-propos .....	119
IV.B. Matériel et méthodes .....	121
IV.B.1. Principes généraux de la méthode .....	121
IV.B.2. Tests expérimentaux .....	124
IV.C. Résultats et comparaison des modèles utilisés .....	129
IV.D. Discussion .....	133
IV.E. Conclusion du chapitre .....	135

## Chapitre V. Etude de l'impact de la variation de végétation riveraine sur l'écologie des zones de dépôt ..... **137**

V.A. Avant-propos .....	139
V.B. Matériel et méthodes .....	142
V.B.1. Paramètres environnementaux .....	142
V.B.2. Remaniement sédimentaire .....	143
V.B.3. Décomposition des litières .....	144
V.B.4. Calculs et analyses statistiques .....	144
V.C. Résultats .....	146
V.C.1. Les caractéristiques de l'habitat .....	146
V.C.2. La macrofaune .....	148
V.C.3. Les processus écosystémiques .....	150
V.D. Discussion .....	153
V.D.1. L'effet de la perturbation forestière .....	153
V.D.2. Relation entre les processus écosystémiques .....	155
V.E. Conclusion du chapitre .....	157

## Chapitre VI. Quantification du remaniement sédimentaire induit par 4 taxons caractéristiques des zones de dépôt ..... **159**

VI.A. Avant-propos .....	161
VI.B. Matériel et méthodes .....	163
VI.B.1. Taxons .....	163
VI.B.2. Remaniement sédimentaire .....	165
VI.B.3. Décomposition .....	165

VI.B.4. Statistiques .....	166
VI.C. Résultats .....	168
VI.C.1. Remaniement sédimentaire de surface .....	168
VI.C.2. Lien entre décomposition de la litière végétale et remaniement sédimentaire pour Sericotoma .....	170
VI.D. Discussion .....	171
VI.D.1. Remaniement sédimentaire de surface des différentes espèces .....	171
VI.D.2. Lien entre décomposition des litières et remaniement sédimentaire de surface .....	174
VI.E. Conclusion du chapitre .....	175
<b>Chapitre VII. Conclusions et perspectives .....</b>	<b>177</b>
VII.A. Conclusions .....	179
VII.B. Perspectives .....	183
<b>Bibliographie .....</b>	<b>189</b>
<b>Liste des Figures .....</b>	<b>207</b>
<b>Liste des Tableaux .....</b>	<b>211</b>
<b>Annexes .....</b>	<b>213</b>
Annexe I : Articles .....	215
Annexe II : Le remaniement sédimentaire de surface des chironomes .....	255
Annexe III : Listes faunistiques des deux ruisseaux étudiés pour l'étude de la biodiversité des communautés de macroinvertébrés des zones de dépôt en 2011 .....	259
Annexe IV : Profil écologique des taxons caractéristiques des zones de dépôt .....	277
<b>Abstract .....</b>	<b>281</b>
<b>Résumé .....</b>	<b>283</b>



# **Chapitre I. Introduction générale**





## Introduction générale

### **I.A. Géomorphologie fluviale, structuration du paysage par les cours d'eau**

#### **I.A.1. Géomorphologie fluviale**

Le cycle de l'eau est fondamental sur notre planète : il redistribue l'eau entre l'océan et les continents permettant ainsi la vie sur les continents. Cette ressource indispensable à la vie retourne aux océans par les rivières puis les fleuves. La puissance (énergie cinétique) des eaux courantes leur permet d'éroder, transporter et redistribuer les matériaux de l'écorce terrestre. Ceci contribue au modelage des continents à travers le temps.

La géomorphologie est la science qui a pour objet la description des reliefs et des processus qui ont conduit à leur façonnage. Le questionnement sur la formation des paysages et des reliefs est très ancien. Shen Kuo, grand naturaliste et homme politique chinois du X<sup>ème</sup> siècle avant notre ère, est le premier à envisager un remodelage de la surface de la terre lorsqu'il observe des mollusques marins fossiles dans une falaise, à des centaines de kilomètres des côtes du Pacifique. Plus tard, les Grecs puis les grands explorateurs-naturalistes du XVIII<sup>ème</sup> siècle ont expliqué le façonnage de la surface de la terre, notamment des vallées, par le processus d'érosion. Le terme géomorphologie est, quant à lui, apparu au milieu du XIX<sup>ème</sup> siècle dans les travaux de Laumann mais son usage ne s'est généralisé qu'à partir de la conférence internationale de géologie de 1891 (Tinkler, 1985).

Les reliefs à la surface de la terre évoluent en réponse à une combinaison de processus naturels et anthropiques qui agissent à des échelles spatiales et temporelles variées. Il existe de nombreux types de processus impliqués dans le modelage de la surface terrestre (p.ex. volcaniques, tectoniques, éoliens, glaciaires, fluviaux). Parmi eux, les processus fluviaux correspondent à l'action des cours d'eau sur le façonnage des reliefs et sont regroupés dans une sous-discipline appelée géomorphologie fluviale (Jumars et Nowell, 1984). Cette branche de la géomorphologie est, elle aussi, à la croisée de plusieurs disciplines (p.ex. hydrologie, sédimentologie, limnologie, paléohydrologie).

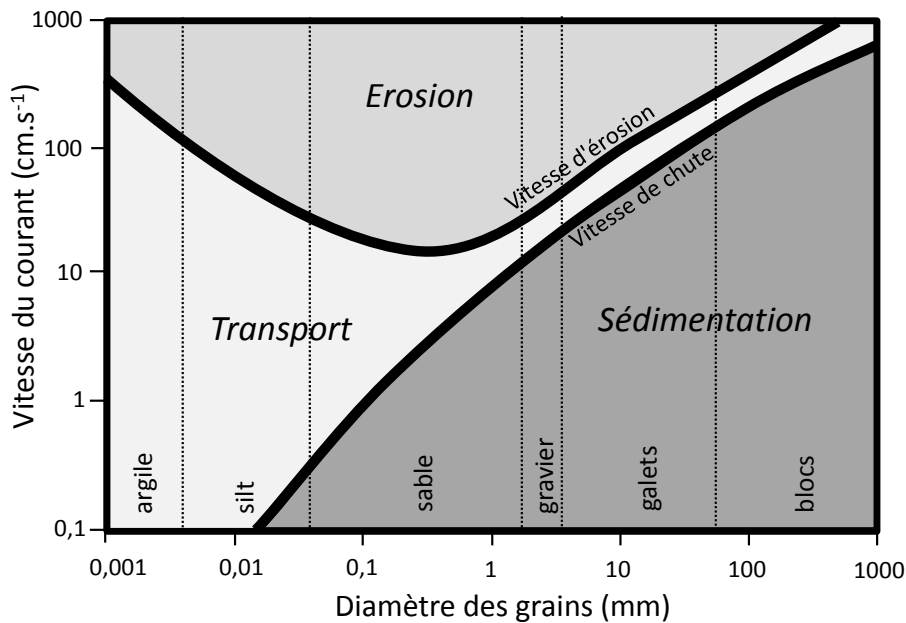
La géomorphologie fluviale n'a été formalisée comme discipline à part entière que récemment, grâce notamment aux travaux de Nowell et Jumars (1984). La géomorphologie

fluviale ou hydromorphologie fluviale (terme employé dans la Directive Cadre Européenne sur l'eau) porte sur l'étude des processus physiques régissant le fonctionnement des cours d'eau (dynamique fluviale) et des formes qui en résultent (morphologie fluviale). Ainsi, elle se place comme un complément aux études écologiques en rivières par son apport de connaissances sur la structure de l'habitat, sa formation et son évolution (Lohrer *et al.*, 2005). Par exemple, la géomorphologie fluviale influence les processus écologiques ayant lieu dans le cours d'eau lorsqu'elle applique des contraintes physiques sur le déroulement de processus écosystémiques, ou bien lorsqu'elle influence le temps de résidence de certains composés indispensables à la réalisation de fonctions biologiques tels que les nutriments pour la production primaire. La science qui décrit les liens entre hydrodynamique et écologie est l'écohydrologie (Rodriguez-Iturbe, 2000).

### **I.A.2. Dynamique sédimentaire**

Les cours d'eau ne sont pas que des écoulements d'eau, il y a aussi un transport de sédiments. Dans un cours d'eau, il existe un équilibre dynamique entre les variables de contrôle (contrôle de l'évolution physique du cours d'eau) et les variables de réponse (la largeur du lit, la profondeur moyenne, la pente et la sinuosité du lit du cours d'eau). Cet équilibre permet un ajustement permanent de la morphologie du cours d'eau par le biais des processus d'érosion et de dépôt du sédiment dont l'intensité est régie par les variables contrôle. Les variables de contrôle peuvent être liées à différents paramètres tels que le relief (p.ex. pente et la géométrie de la vallée), les caractéristiques sédimentaires du fond du lit et des berges (p.ex. leur érodabilité) ainsi que la végétation riveraine. Cependant, les variables de contrôle principales sont les débits liquide et solide du cours d'eau.

Le débit solide est réalisé sous deux formes différentes de transport : par charriage (sédiment grossier en contact avec le fond) et en suspension (particules plus fines transportées dans la colonne d'eau). Ces particules fines en suspension (<0,5 mm en générale) participent peu à la morphologie des cours d'eau car elles se déposent rarement dans le lit du cours d'eau. La courbe de Hjulström (1935b) nous indique que les particules fines ne se déposent que pour des courants très lents, ou même nuls pour les plus fines (**Figure I.1**). Le charriage de fond du sédiment grossier est donc le principal processus impliqué dans la morphologie du lit (Malavoi *et al.*, 2011a).



**Figure I.1** La courbe de Hjulström (1935).

Les sédiments présents dans les cours d'eau peuvent avoir une origine exogène. Il est possible alors de distinguer la production primaire, provenant de l'érosion des sols du bassin versant, de la production secondaire constituée par les apports des affluents. Les sédiments peuvent aussi avoir une origine intrinsèque correspondant aux stocks du lit mineur (déplacement des sédiments présents dans le lit) ou aux stocks du lit majeur (érosion des berges et des plaines alluviales) (Wood et Armitage, 1997; Malavoi *et al.*, 2011a). La source majeure d'apports solides grossiers se fait au niveau des petits cours d'eau de montagne et réside dans le stock sédimentaire produit à l'échelle des versants par les processus d'érosion du substratum rocheux.

La dynamique sédimentaire s'articule autour de trois grands types de processus : l'érosion, le transport et le dépôt de sédiment. Ces trois processus vont être conditionnés par le type de roche, l'hydrologie du cours d'eau, la morphologie du cours d'eau (Hassan *et al.*, 2005). Le stockage temporaire du sédiment peut être naturel, par accrétion dans des zones de ralentissement du débit ou en amont d'obstacles (p. ex. méandres, convexité du lit); ou artificiel, il est alors dû aux activités anthropiques (p.ex. barrages).

### I.A.3. Le réseau hydrographique

Sur le globe, les eaux continentales de surface sont réparties entre les eaux stagnantes (écosystèmes lenticques) et les eaux courantes (écosystèmes lotiques), ces dernières sont agencées en réseaux hydrographiques qui aboutissent dans les mers et océans. Le réseau hydrographique, ensemble hiérarchisé et structuré de chenaux qui assurent le drainage superficiel d'un bassin versant, commence par les cours d'eau sans tributaires d'ordre 1 et se poursuit avec des cours d'eau d'ordre croissant (Strahler, 1957). L'ordre augmente avec la taille du bassin, le nombre de tributaires et la densité du drainage (Strahler, 1957). Cet agencement particulier implique que le fonctionnement de l'écosystème dans une partie donnée du réseau dépend fortement des écosystèmes en amont (Vannote *et al.*, 1980; MacDonald et Coe, 2007).

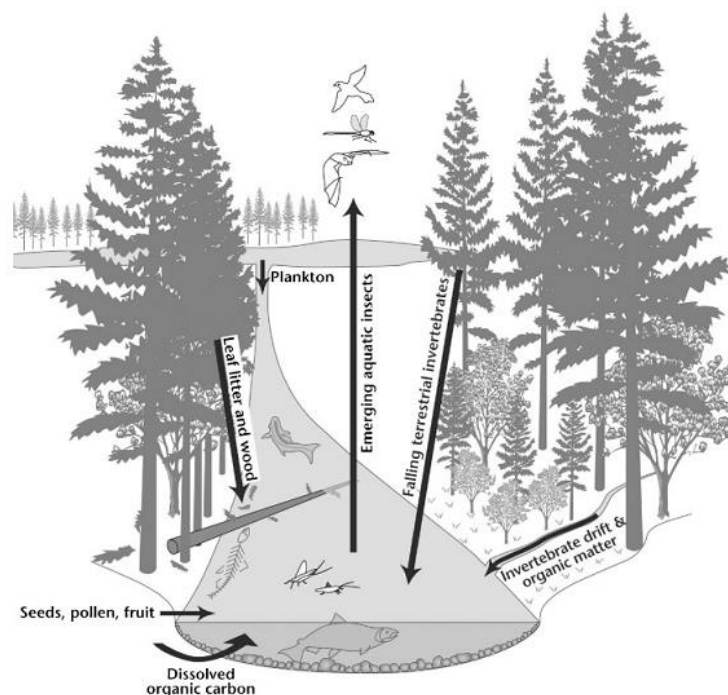
Les ruisseaux de tête de bassin correspondent aux cours d'eau d'ordre inférieur à 4 ou à ceux dont le bassin versant est inférieur à 10 km<sup>2</sup>. Ils diffèrent du reste du réseau hydrographique par leurs variations spatio-temporelles plus importantes et leur fort couplage avec les processus du bassin versant (Gomi *et al.*, 2002). Les apports de sédiments et de gros débris de bois provenant des terres adjacentes dans les ruisseaux forestiers de tête de bassin peuvent être très importants lors de phénomènes épisodiques de glissement de terrain. Ces apports entraînent un remodelage du lit du ruisseau. En effet, les phénomènes d'accumulation des débris de bois vont entraîner un piégeage de sédiment important du fait d'une modification hydraulique au niveau de ces zones d'accumulation, perturbant la dynamique sédimentaire du tronçon (Gomi *et al.*, 2002; Hassan *et al.*, 2005).

Ces ruisseaux de tête de bassin représentent 60 à 80 % de la longueur totale des cours d'eau dans un bassin versant et ils drainent 70 à 80 % de la surface totale du bassin versant (Meyer et Wallace, 2001; Allan et Castillo, 2007). Le concept de *continuum* fluvial proposé par Vannote *et al.* (1980) suggère que les cours d'eau de premiers ordres ont une place primordiale dans le réseau fluvial puisque de leur fonctionnement dépend la structure des systèmes en aval. Les ruisseaux de tête de bassin vont apporter une grande partie des ressources nécessaires aux réseaux trophiques des grands cours d'eau (Wipfli *et al.*, 2007). C'est pourquoi leur étude s'est intensifiée avec la prise de conscience, relativement récente, de leur importance écologique et leur fragilité (Meyer et Wallace, 2001).

Dans les zones tempérées les ruisseaux de tête de bassin coulent généralement à travers des forêts et leur fonctionnement dépend fortement de la végétation riveraine. En effet,

les écosystèmes ne fonctionnent pas en vase clos mais en connexion avec les écosystèmes adjacents. La ripisylve constitue une interface entre milieu terrestre et aquatique à travers laquelle de nombreux flux d'énergie sont observés dans les deux sens comme rapporté par (Richardson *et al.*, 2010) (**Figure I.2**). Les flux provenant de la végétation riveraine vers le ruisseau sont de différentes natures : apports en matière organique particulaire (litières végétales : feuilles et bois mort ; invertébrés terrestres) et dissous, apports en nutriments, apports en sédiments et limitation de l'énergie solaire (Polis *et al.*, 1997; Richardson et Danehy, 2007; Richardson *et al.*, 2010).

La couverture de la canopée riveraine crée un microclimat au sein de l'interface forêt-ruisseau se traduisant par une humidité relative importante, une modération des variations de température et une réduction des radiations solaires (Naiman et Decamps, 1997; Moore *et al.*, 2005; Richardson et Danehy, 2007). Le flux d'énergie solaire arrivant dans le cours d'eau est donc limité par la fermeture de la canopée riveraine.



**Figure I.2** Illustration schématique de quelques flux majeurs d'énergie fixée dans le compartiment biologique à travers l'interface ruisseau-ripisylve le long du réseau fluvial. La taille des flèches n'indique pas l'amplitude des flux. (Richardson *et al.*, 2010)

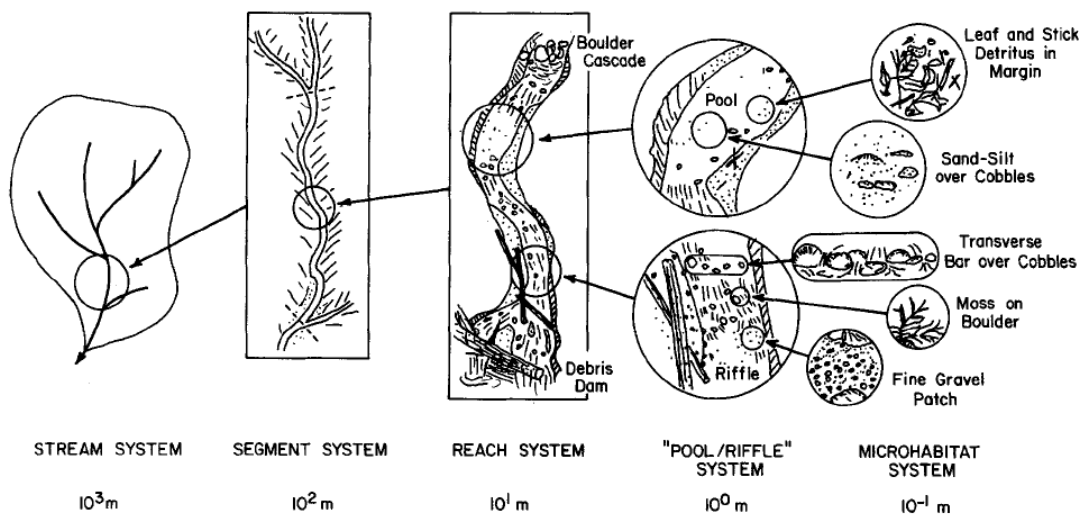
Du fait de sa petite taille et de sa dépendance à l'écosystème riverain, le ruisseau est fragile face aux perturbations sur le bassin versant. En effet, ce sont des milieux plutôt instables et la modification de l'utilisation des terres peut entraîner des conséquences

importantes et durables sur le fonctionnement de cet écosystème. L'apport de nutriments, de litière végétale ainsi que de sédiments sont des conséquences du changement d'utilisation du sol sur les ruisseaux. Les habitats étant perturbés, les communautés présentes sont également transformées lors d'une perturbation. L'impact des aménagements forestiers s'étendent au-delà de la portée du concept de *continuum* fluvial et certains d'entre eux peuvent persister pendant des décennies après la perturbation, même après que la ripisylve soit revenue à son état pré-perturbation (Harding *et al.*, 1998; Zhang *et al.*, 2009). Par exemple, de nombreuses études ont rapporté des modifications post-récolte dans la chimie de l'eau, l'hydrologie, la morphologie du lit, la biodiversité et les taux de transformation de la matière organique (Harding *et al.*, 1998; Allan, 2004; Sweeney *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2009; Lecerf et Richardson, 2010). L'apparition et la force de ces effets sont vraisemblablement déterminés à la fois par le stade de la succession forestière et par les perturbations passées des terres.

## **I.B. La hiérarchisation de l'écosystème de ruisseau**

### **I.B.1. Les unités morphodynamiques**

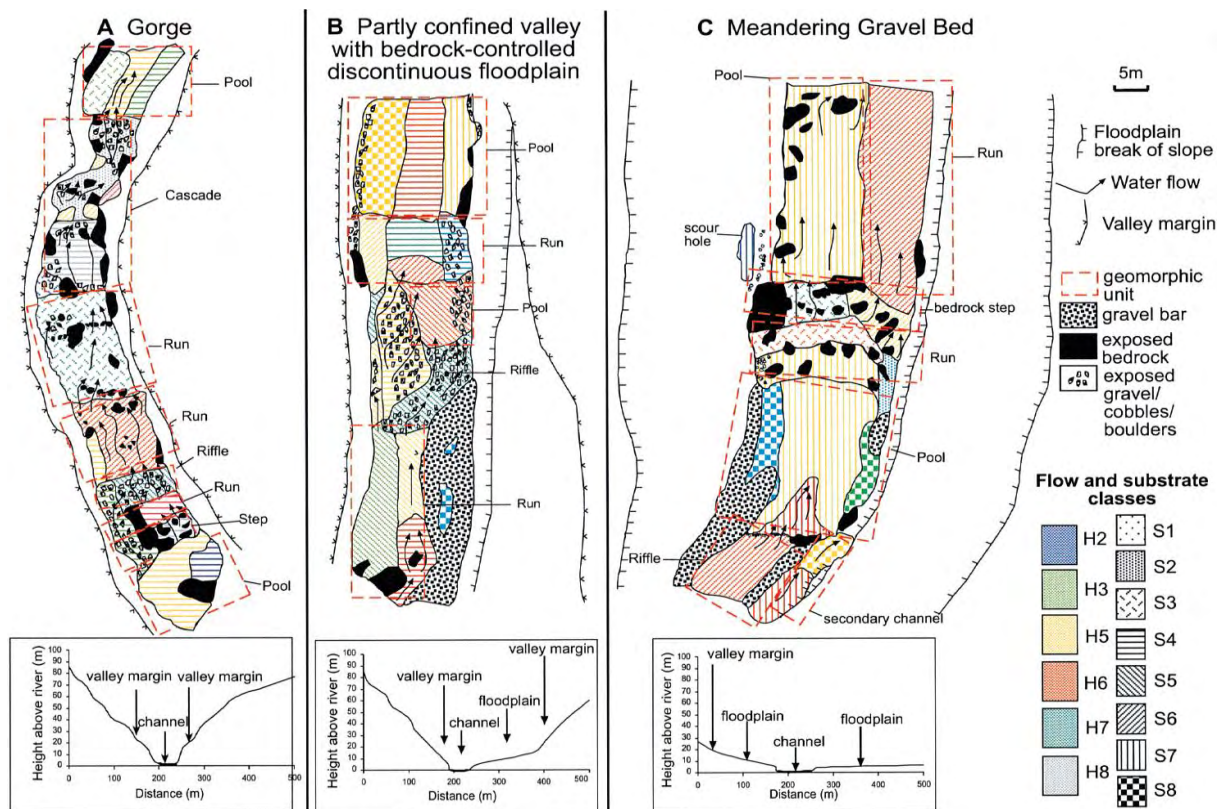
Les caractéristiques géomorphologiques du cours d'eau ne sont pas continues dans l'espace, le long du réseau hydrographique vont se succéder différentes unités morphodynamiques présentant des morphologies de lit, des contraintes hydrauliques particulières et ceci à chaque échelle d'observation. Ainsi sur un même bassin versant on peut définir un modèle emboîté d'échelles allant du bassin versant au microhabitat en passant par le cours d'eau et le tronçon (**Figure I.3**) (Frissell *et al.*, 1986; Thomson *et al.*, 2001).



**Figure I.3** Organisation hiérarchique d'un hydrosystème fluvial ruisseau et ses sous-systèmes. L'échelle spatiale linéaire approximative, adaptée aux ruisseaux de montagne de second et troisième ordre, est indiquée (Frissell *et al.*, 1986).

La variabilité dans la dynamique des sédiments induit la formation d'une mosaïque d'unités morphodynamiques à l'échelle du tronçon de cours d'eau et permet ainsi d'offrir des conditions favorables à une large diversité d'organismes et de communautés (Beisel *et al.*, 2000; Godbold *et al.*, 2010). Effectivement, en fonction de l'hydrologie du cours d'eau et de la morphologie du lit du ruisseau le sédiment va se répartir dans le lit selon sa granulométrie (Wood et Armitage, 1997). Thomson *et al.* (2001) ont présenté les différents types de mosaïques d'unités géomorphologiques possibles selon le type de vallée et les conditions d'écoulement locales (**Figure I.4**). Les habitats de cours d'eau sont définis par des caractéristiques physiques homogènes ; c'est-à-dire un type particulier de substrat défini par la granulométrie du sédiment mais aussi par les végétaux qui s'y trouvent morts ou vivants (Lancaster et Hildrew, 1993) et dont le dépôt ou l'établissement vont également dépendre du courant. Les obstacles à l'écoulement, comme le bois mort, sont susceptibles de rediriger le courant entraînant une hétérogénéité du pouvoir érosif de l'écoulement et donc une succession de zones d'érosion (fort courant) et de zones d'accrétion (faible courant) (Naiman et Decamps, 1997), l'augmentation du temps de résidence de l'eau conduit à un dépôt de particules minérales et organiques (Bilby et Likens, 1980; Speaker *et al.*, 1984; Nakamura et Swanson, 1993; Eggert *et al.*, 2012). L'étude des processus de formation et de dégradation des différents habitats du ruisseau sont donc indispensables pour comprendre et prévoir les changements du fonctionnement de ces écosystèmes (Thomson *et al.*, 2001).

Plusieurs types de classification des unités morphodynamiques ont été établis (Hawkins *et al.*, 1993; Rabeni *et al.*, 2002) et il est ainsi possible de distinguer deux grands types de faciès : les zones de radiers à faible hauteur d'eau et souvent à fort courant qui sont constituées de sédiments grossiers voire caillouteux, et les mouilles, trous d'eau (hauteur d'eau élevée) qui forment des piscines naturelles, souvent situées en aval d'une cascade ou dans un méandre. A partir de ces deux types de faciès il est possible de définir des unités à une échelle plus fine en croisant les variables comme hauteur d'eau, vitesse d'écoulement et géométrie du lit (Malavoi et Souchon, 2002). Parmi ces unités, se distinguent les zones à courant faible inférieur à  $5 \text{ cm.s}^{-1}$ , caractérisées par le dépôt de sédiments fins et de matière organique.





### **I.B.2. La zone de dépôt**

Les zones de dépôt résultant de l'accumulation de matériel organique et minéral dans une partie du ruisseau peuvent jouer plusieurs rôles dans le fonctionnement écologique du ruisseau. Par exemple, la rétention de la matière organique permet une plus grande utilisation de cette ressource qui est la principale ressource trophique des ruisseaux. De plus, de précédentes études ont montré que ces zones d'accumulation de matière organique soutenaient une forte densité d'organismes invertébrés dans les ruisseaux (Friberg et Larsen, 1998; Dangles, 2002a). Dans leur étude, Mackay et Kalff (1969) ont mis en évidence que les zones d'accumulations de feuilles et de débris abritaient plus d'espèces, et notamment plus d'invertébrés, que les autres habitats.

Parce que l'érosion du lit du cours d'eau et le transport des sédiments dominent les processus géomorphologiques dans les ruisseaux de tête de bassin d'ordre inférieur, la plupart des connaissances sur la structure et le fonctionnement de ces écosystèmes se fondent principalement sur des données empiriques récoltées dans des habitats d'érosion tels que les radiers. En revanche, une attention trop faible a été portée à décrire les communautés d'invertébrés benthiques et pour apprécier le rôle fonctionnel qu'elles jouent dans les zones de dépôt. En effet, en raison des caractéristiques uniques de cet habitat, les zones de dépôt peuvent contribuer de manière substantielle à la biodiversité des cours d'eau en accueillant des taxons d'invertébrés spécialisés tels que des fousseurs et des déchiqueteurs (Percival et Whitehead, 1926; Wagner, 1991; Lloyd et Ormerod, 1992; Friberg et Larsen, 1998; Dangles, 2002a) et en proposant des zones de refuges vis-à-vis du courant pour les invertébrés rhéophiles (Lancaster et Hildrew, 1993). En effet, Lancaster et Hildrew (1993) ont montré au cours de leur étude que ces zones de faible courant abritent autant d'invertébrés que les autres habitats en période de faible débit, mais à la suite de périodes de débits forts et instables, ces zones abritent une densité plus importante d'invertébrés.

### **I.B.3. Altérations possibles du lit du ruisseau**

Parmi les impacts anthropiques pouvant influencer la morphologie du lit du ruisseau, la chenalisation et les ouvrages de rétention de l'eau sont les plus délétères. La chenalisation entraîne des modifications hydrodynamiques qui influencent la répartition des sédiments dans le lit du cours d'eau (Wasson *et al.*, 1998), notamment des accélérations du courant entraînant

une augmentation de l'érosion du lit. Les ouvrages de retenue d'eau induisent l'accumulation des sédiments en amont de la retenue et un déficit sédimentaire en aval (Malavoi *et al.*, 2011a).

Les flux sédimentaires augmentent avec la modification des bassins versants dans le monde entier (Owens *et al.*, 2005). Les activités anthropiques vont influencer la géomorphologie des cours d'eau à travers leur impact sur l'hydrologie (p. ex. barrage, chenalisation du lit, pompage de l'eau) et sur l'apport en sédiments (utilisations des sols du bassin versant). Par exemple, la coupe de la ripisylve peut entraîner un apport massif et brutal de sédiments fins dans les ruisseaux (Kreutzweiser et Capell, 2001) altérant de ce fait la qualité du sédiment et affectant les organismes (Larsen *et al.*, 2009; Larsen et Ormerod, 2010a). Ces effets vont dépendre à la fois de la taille et la nature du sédiment, des polluants associés et des caractéristiques du bassin versant et du ruisseau (Richards et Bacon, 1994; Kreutzweiser *et al.*, 2005; Larsen *et al.*, 2009; Larsen et Ormerod, 2010a).

Si l'érosion des rives du cours d'eau entraîne un apport de matériel sédimentaire dans le lit du ruisseau, la végétation riveraine permet de freiner cette érosion (Naiman et Decamps, 1997). Par exemple, Beeson et Doyle (1995) ont montré que l'absence de végétation sur les rives entraînait une augmentation de l'érosion, la multipliant par 30. Par ailleurs, les morceaux de bois provenant de la végétation riveraine présents dans le lit du ruisseau permettent un piégeage de sédiments fins conduisant à la formation d'une hétérogénéité dans la géomorphologie et l'hydrologie du ruisseau (Naiman et Decamps, 1997; Hassan *et al.*, 2005).

Le changement global altère les précipitations et donc l'érosion des sols et le transport des sédiments (Wilby *et al.*, 1997). Le lessivage du bassin versant lors des pluies entraîne également un apport de nutriment aux cours d'eau, cependant cet apport est modéré en présence de rives végétalisées, puisque la végétation riveraine joue un rôle de filtre à nutriments. Les nutriments vont être relargués différemment en fonction de la géochimie du sol présent sur les rives (conditions d'oxydo-réduction) et sont également piégés dans la biomasse végétale (Naiman et Decamps, 1997). Cependant le piégeage dans la biomasse végétale est plus long dans le bois que dans les parties non-ligneuses de la végétation (restitution des nutriments lors de la chute des feuilles) et dépend fortement de la saison et des espèces végétales présentes. Le type de végétation présente sur les rives du cours d'eau

influence ce piégeage des nutriments. En effet, une forêt mature arrivera plus vite à saturation qu'un début de succession forestière (Swanson *et al.*, 2010).

Les éléments des flux provenant des terres adjacentes vont être soit entraînés en aval (Figure I.1), soit utilisés sur place et intégrés au compartiment biologique (p. ex. nutriments et litière de feuille), soit enfin stockés dans le lit du ruisseau (p. ex. bois, sédiments).

## **I.C. Interactions organismes-habitats**

### **I.C.1. La répartition des organismes dans le ruisseau**

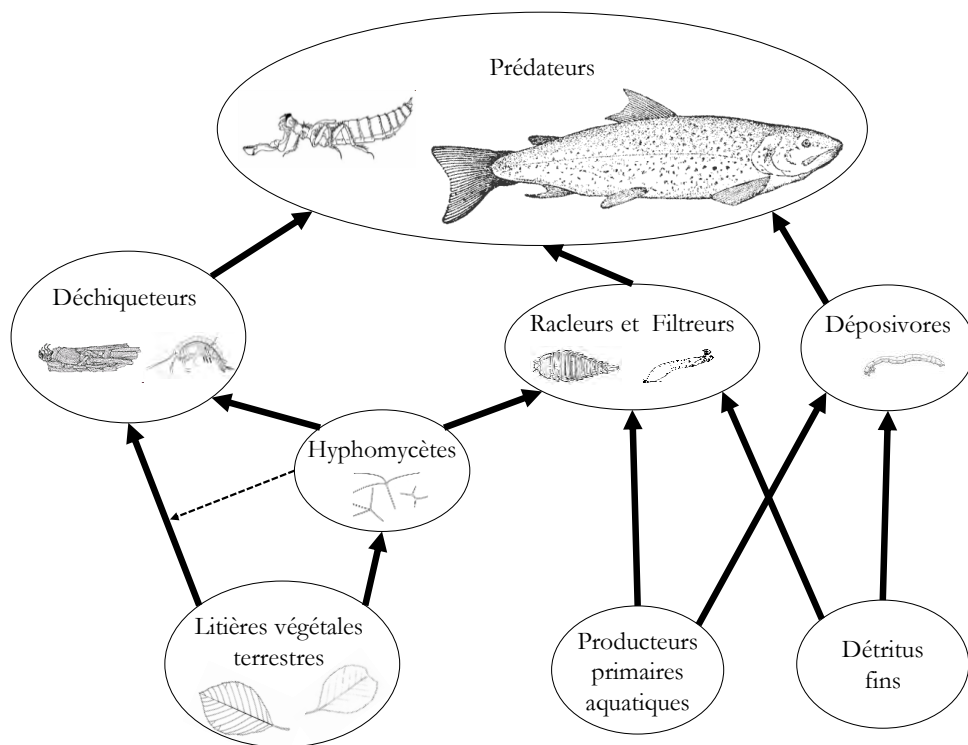
#### ***I.C.1.a. Organismes des ruisseaux***

La diversité d'habitats présente dans les ruisseaux de tête de bassin et les nombreux facteurs de variation impliqués entraînent des conditions de température, d'éclairement, de régimes hydrologiques, de type de substrat, de chimie de l'eau et de ressources pouvant influencer la diversité et la répartition des organismes dans ces écosystèmes. Les espèces présentes dans les ruisseaux de premiers ordres peuvent être spécifiques à ce type d'écosystème ou bien être plus ubiquistes et soit avoir une aire de répartition étendue, soit migrer dans ce type de milieu à un stade de leur vie (p. ex. frayage) (Meyer *et al.*, 2007).

Dans les régions tempérées, la principale source de carbone de ces milieux étant la litière végétale allochtone, ce sont des milieux qualifiés d'hétérotrophes (Vannote *et al.*, 1980; Richardson et Danehy, 2007). En effet, la présence d'une ripisylve dense le long des ruisseaux ombrage presque totalement les ruisseaux et diminue de ce fait les radiations solaires nécessaires au développement des organismes autotrophes photosynthétiques (Richardson et Danehy, 2007). Malgré cela, une production primaire a quand même lieu dans ces petits cours d'eau, principalement réalisée par des communautés algales et des bryophytes (Meyer *et al.*, 2007), la présence d'angiospermes aquatiques étant plus erratique. Les communautés algales des ruisseaux sont composées principalement par des diatomées, des cyanobactéries, des algues rouges et des algues vertes (Biggs, 1996). En outre, les bryophytes qui dominent la production primaire des ruisseaux, servent également d'habitat pour de nombreux invertébrés (Stream Bryophyte Group, 1999).

Parmi les consommateurs primaires de ces milieux se trouvent les décomposeurs de litières et les consommateurs d'algues (**Figure I.5**), la plupart n'étant pas exclusif d'une

ressource. En tant que première source de carbone, la litière est consommée par de nombreux organismes comprenant des hyphomycètes, des bactéries et des macroinvertébrés. Pour être consommée par les macroinvertébrés, la litière végétale doit être préalablement colonisée par les microorganismes consommateurs de litières tels que les hyphomycètes (Baldy *et al.*, 1995) qui seront ingérés avec la litière par les déchiqueteurs de litière. Les consommateurs d'algues et autres végétaux sont principalement des macroinvertébrés et meioinvertébrés. En ce qui concerne les consommateurs secondaires, ou supérieurs, ils sont composés essentiellement par des macroinvertébrés. De la faune vertébrée, comme des poissons consommateurs de macroinvertébrés, peut également être présente, mais à de faibles densités du fait des contraintes de l'habitat ruisseau défavorables à la vie piscicole (Richardson et Danehy, 2007) (**Figure I.5**). Des amphibiens (grenouilles, tritons, salamandre) sont aussi rencontrés au niveau des ruisseaux, leur stade larvaire se déroulant dans l'eau. Des oiseaux pêcheurs et quelques mammifères semi-aquatiques consomment également des invertébrés aquatiques (Meyer *et al.*, 2007).



**Figure I.5** Réseau trophique schématique des ruisseaux de tête de bassin.

Dans notre étude nous nous sommes intéressés uniquement aux macroinvertébrés. Dans les ruisseaux de tête de bassin, les macroinvertébrés présents sont composés principalement d'insectes, surtout des stades larvaires (forme aquatique), seuls certains

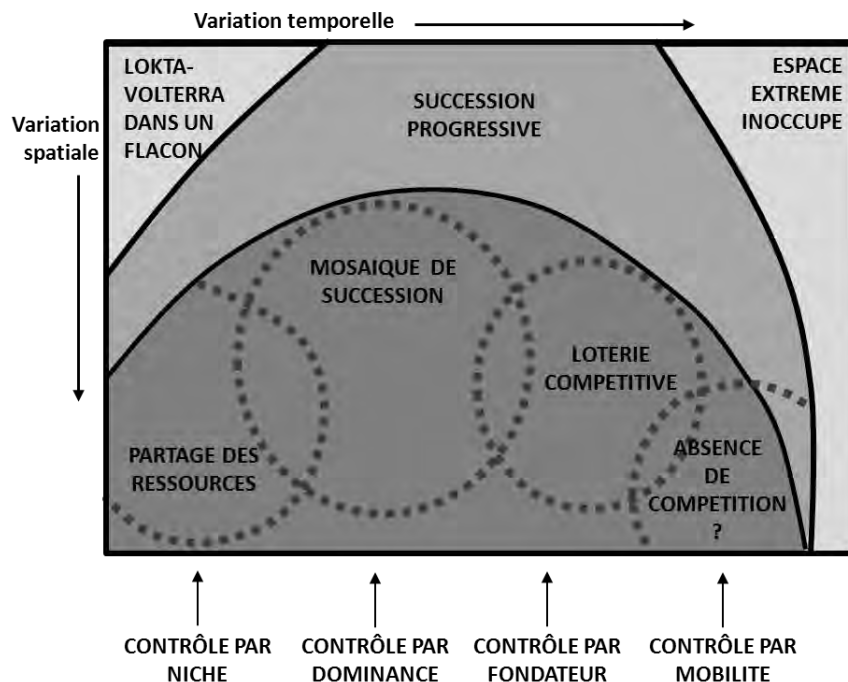
Coléoptères et Hétéroptères présentent des formes adultes aquatiques. Les autres invertébrés sont des crustacés, des mollusques, des turbellariés, des némathelminthes et des annélides. Les invertébrés se trouvent principalement à proximité du sédiment, ils sont donc benthiques.

### ***1.C.1.b. Réponse des organismes aux fluctuations de leur habitat***

Dans un premier temps, l'écologie des communautés a considéré les interactions spécifiques de compétition et de prédation comme les principaux facteurs de structuration des communautés. Ainsi, selon le principe d'exclusion compétitive, la coexistence d'espèces requiert une différence de niche trophique (Yodzis, 1986 *in* Townsend, 1989). Cependant cette théorie repose sur une part d'aléatoire qui peut correspondre aux contraintes de l'environnement. En effet, les facteurs environnementaux tels que la vitesse du courant, la température et le substrat peuvent réguler la répartition des macroinvertébrés au sein du ruisseau (Hussain et Pandit, 2012). Par exemple, les invertébrés benthiques soumis au courant dans les cours d'eau se répartissent dans le lit du cours d'eau en fonction de leurs capacités à résister ou à éviter la dérive (comportement de fouissage, conditions de vie hyporhéiques, morphologie aplatie dorso-ventralement). L'étude des effets des stress sur ces communautés a permis de mettre en évidence l'importance de la qualité de l'habitat sur la colonisation et la persistance des invertébrés. Selon la théorie du "Habitat Template", les organismes sont sélectionnés par l'habitat et seules les espèces adaptées aux caractéristiques physiques de l'habitat et à son régime de variations spatiales et temporelles peuvent se maintenir durablement (Southwood, 1977; Poff et Ward, 1990). Les caractéristiques de l'habitat agissent ainsi comme un filtre sur les stratégies écologiques des espèces.

Les caractéristiques de l'habitat varient selon quatre dimensions : longitudinale (amont-aval), latérale (ruisseau-zone terrestre riveraine), verticale (lit-hyporhéique) et temporelle (Ward, 1989). Les communautés diffèrent donc selon ces quatre dimensions. La théorie du "Habitat Template" repose sur deux principaux axes que sont de l'hétérogénéité spatiale et l'hétérogénéité temporelle (Southwood, 1977) (**Figure I.6**). L'hétérogénéité spatiale de l'habitat se traduit par la formation d'une mosaïque de patches permettant la présence d'une plus grande diversité d'organismes (Hjulström, 1935a). Un habitat qui ne varie ni dans l'espace ni dans le temps conservera son stock d'espèces avec quelques exclusions dues à l'occurrence de compétition ("Lokta-Volterra" dans un flacon, **Figure I.6**). A l'autre extrémité, des stress trop fréquentes de l'habitat sont défavorables à la vie. En revanche, une

grande variation spatiale apporte plus de microhabitats et donc d'opportunités pour la coexistence d'espèces puisque cela permet de partager les ressources. Dans ce cas, le mécanisme de contrôle se fait par la multiplication des niches trophiques disponibles pour les espèces (Yodzis, 1986 *in* Townsend, 1989) (**Figure I.6**). La richesse spécifique est également favorisée soit par une mosaïque de cellules à différents stades successifs (contrôle par dominance), soit d'une loterie compétitive (contrôle par effet fondateur) (**Figure I.6**). Le contrôle par dominance a lieu lorsque les espèces sont exclues d'une cellule de la mosaïque par compétition mais trouvent refuge dans une autre cellule et persistent donc dans le milieu. Alors que le contrôle par loterie compétitive consiste davantage en un contrôle par effet fondateur : l'absence de dominance fonctionnelle entre espèces favorise les espèces qui ont colonisées en premier l'habitat (Warner et Chesson, 1985). Cette dernière théorie est favorisée par l'existence chez les espèces présentes de stratégies de résistance vis-à-vis des stress du milieu et un chevauchement de générations qui lui permettent de se maintenir dans le milieu. Lorsque la variation temporelle s'intensifie, la compétition a moins d'effet sur la répartition des espèces la mobilité des organismes d'une cellule à une autre dans un environnement en perpétuel changement et la principale source de structuration des communautés (**Figure I.6**). Pour le cas d'un habitat homogène spatialement et soumis à une variation temporelle modérée, le niveau de richesse spécifique est intermédiaire puisqu'il s'agit d'une succession progressive d'espèces (**Figure I.6**).



**Figure I.6** Modèle d'habitat à deux axes représentant la variation spatiale et temporelle. La couleur est d'autant plus foncée que la richesse spécifique est grande. Voir le texte pour plus de détails. D'après Townsend, 1989.

La perturbation des habitats et l'hétérogénéité qui en résulte sont donc les facteurs principaux de la structuration des communautés. Dans le cas particulier d'un changement de végétation riveraine, des modifications de flux allochtones peuvent être induits et cela peut impacter la répartition et l'abondance des invertébrés dans le ruisseau. En effet, la productivité et les processus biologiques sont potentiellement plus élevés en ruisseaux dans les forêts de stade précoce par rapport aux forêts matures en raison de la présence de plus grandes trouées de couverture de canopée et de la production d'une plus grande proportion de litière de haute qualité riche en nutriments (Boring *et al.*, 1981; Stone et Wallace, 1998; Ely et Wallace, 2010). Ces effets positifs de la réinitialisation de la succession forestière peuvent être annulés par les effets délétères du pic de température estival (Leach *et al.*, 2012) et de la sédimentation post-récolte sur le biotope du ruisseau (Webster et Waide, 1982). La prévision des impacts de la sylviculture sur les communautés de ruisseau est également complexifiée par les processus géomorphologiques complexes menant à une reconfiguration du lit du ruisseau potentiellement favorisée par l'apport de débris ligneux, ou leur retrait, et l'altération de l'hydrologie des cours d'eau (Studinski *et al.*, 2012). Sur la base du concept de *continuum* fluvial, il faut s'attendre à ce que les impacts de la foresterie sur les écosystèmes de ruisseaux diminuent à mesure que nous avançons en aval vers des canaux plus larges. Cette variabilité dans l'espace de l'influence de la ripisylve se produit à plus petite échelle, généralement parmi les habitats au sein de tronçons de cours d'eau. Lors d'une expérience d'exclusion de litière menée à Coweeta (North Carolina, USA), un fort effet du traitement a été trouvé pour les assemblages d'invertébrés dans les substrats mixtes alors qu'aucune réponse n'était visible pour les assemblages de substrat rocheux recouvert de mousse (Wallace *et al.*, 1997). Bien que les mécanismes responsables de la différence spatiale entre les types d'habitats restent encore obscurs, il est concevable que les changements d'utilisation des terres affectent plus fortement 1) les zones d'érosion, comme les radiers, qui sont susceptibles de subir d'importants changements physiques après une coupe forestière et 2) les habitats à faible énergie (c.-à-d. zones de dépôt) exposés à une forte sédimentation et naturellement riches en matière organique particulière terrestre.

### **I.C.2. Impact des organismes sur leur habitat**

Par leurs activités de nutrition, d'excrétion et de déplacement, les organismes benthiques influent sur les caractéristiques physiques et chimiques de leur habitat (Statzner, 2012). L'ingénierie écologique définie par Jones *et al.* (1994) correspond à la modification de l'accès à la ressource pour d'autres organismes par l'action d'organismes ingénieurs lorsqu'ils opèrent des changements d'ordre physique sur le matériel abiotique ou biotique. Au sein des ruisseaux, l'ingénierie écologique peut prendre différentes formes : la création d'habitats, la bioturbation, la bioconsolidation et le traitement de la matière organique particulaire (Moore, 2006). La création d'habitat par les organismes ingénieurs peut résulter de la simple présence de l'organisme (autogénique) dans le milieu induisant alors une modification de l'hydrodynamique locale entraînant une variation dans le dépôt des sédiments. La présence de trichoptères à fourreau minéral (Jumars et Nowell, 1984) ou de bivalves (Gutiérrez *et al.*, 2003) en sont des exemples représentatifs. Des structures construites par des organismes ingénieurs (allogéniques) peuvent également provoquer une perturbation de l'hydrodynamisme local et la création d'habitats (p.ex. les barrages de castors). D'autres organismes, comme par exemple certains trichoptères, participent quant à eux à la consolidation des sédiments (bioconsolidation) en réalisant un filet à la surface des sédiments qui va maintenir les particules en place (Cardinale *et al.*, 2004). Notre étude a portée plus particulièrement sur deux processus qui sont détaillées au chapitre suivant : la bioturbation qui correspond à la perturbation physique des sédiments par l'activité des organismes benthiques, et la décomposition des litières végétales qui entraîne, entre autre, le fractionnement des grosses particules en particules plus fines qui sont ensuite entraînées en aval.

D'une manière générale, le potentiel d'ingénierie est conditionné par le comportement, la taille du corps et la densité de l'espèce ingénieure mais aussi par les caractéristiques du milieu (hydrologie, apports). Plus le courant sera faible, plus l'ingénierie écologique aura d'impact sur le milieu physique. De forts apports de nourriture vont également soutenir une forte abondance d'ingénieurs entraînant une augmentation de l'ingénierie (Moore, 2006).



## **I.D. Fonctionnement des zones de dépôt**

### **I.D.1. La décomposition des litières**

#### ***I.D.1.a. Fonction écosystémique essentielle***

Les litières végétales issues de la ripisylve constituent la principale source de carbone disponible à la base des réseaux trophiques dans les ruisseaux (Vannote *et al.*, 1980; Polis *et al.*, 1997; Richardson et Danehy, 2007). La contribution des litières végétales aux flux de carbone dans ces écosystèmes a été estimée représenter jusqu'à 95 % (Polis *et al.*, 1997). Ces apports de litière végétale se font principalement sous forme de feuilles mortes (70 à 80 % de la matière organique ; Webster *et al.*, 1995). Ils sont de l'ordre de 400 à 700g de matière organique de litière de feuille par m<sup>2</sup> et par an (Richardson *et al.*, 2005). Différentes études de réduction des apports allochtones de matière organique ont mis en évidence une baisse significative de la densité et de la biomasse de la faune benthique en réponse à l'exclusion des litières (Wallace *et al.*, 1997; Wallace *et al.*, 1999) ou une réduction de l'importance des litières dans les flux trophiques (Hall *et al.*, 2000), validant ainsi l'hétérotrophie des écosystèmes de tête de bassin.

#### ***I.D.1.b. Le processus de décomposition des litières***

Les feuilles, une fois dans le lit du ruisseau, s'accumulent en paquets de litière et seront décomposées par différents organismes pour entrer dans le réseau trophique. Plusieurs processus simultanés conduisent à la décomposition de la litière (Gessner *et al.*, 1999). En premier lieu, elles sont soumises au cours des premières 24 heures d'immersion à un lessivage intense qui entraîne une perte de composés hydrosolubles (p. ex. sucres, acides aminés et composés phénoliques) (Nykqvist, 1962; Suberkropp et Klug, 1976; Chauvet, 1987). La litière est également colonisée par les micro-organismes et notamment les hyphomycètes consommateurs de litières (63 à >99 % de la biomasse microbienne totale), les bactéries étant moins impliquées dans le processus (Baldy *et al.*, 1995; Hieber et Gessner, 2002; Gulis et Suberkropp, 2003). Enfin, une fois la litière conditionnée par les microorganismes, les décomposeurs macrobenthiques déchiqueteurs de feuilles peuvent la consommer et la fractionner. Ce fractionnement peut être amplifié par des phénomènes physiques. Les sédiments mis en mouvement par le courant vont réduire les feuilles en petits fragments (1,4 -

9,5 mm), ce mécanisme pouvant contribuer au processus de décomposition des litières à même hauteur que l'activité biologique (Heard *et al.*, 1999). Cependant, les travaux de Heard *et al.* (1999) réalisés pour mettre en évidence et quantifier l'importance de ce mécanisme ont été menés au niveau des zones de radiers donc sous l'effet d'un débit soutenu ( $0,5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ) et en présence de pierres de 5 cm de diamètre. En zone de dépôt, le courant étant plus faible et la taille de sédiments plus fins, l'importance de la fragmentation dans le processus de décomposition des litières est susceptible d'être moindre.

Les invertébrés de ruisseau sont des acteurs clés des processus écosystémiques (Covich *et al.*, 1999; Wallace et Hutchens, 2000) comme le montrent les études sur la décomposition de la litière de feuilles indiquant la contribution majeure des déchetiqueurs à la conversion de la litière de feuilles en particules plus fines et en biomasse (Cuffney *et al.*, 1990; Gessner *et al.*, 1999; Graça, 2001), la consommation de feuilles par les déchetiqueurs pouvant représenter plus de 50 % de la perte de masse foliaire (Hieber et Gessner, 2002).

#### ***1.D.1.c. Méthode d'étude bien établie***

La méthode d'étude de la décomposition des litières végétales par perte de masse à l'aide de sacs à litière (**Figure I.7**) est utilisée aujourd'hui par la majorité de la communauté scientifique. Le protocole est résumé par Bärlocher (2005). Les litières végétales (feuilles ou bois) sont conditionnées soit dans des sacs à fines mailles afin d'en limiter l'accès uniquement aux microorganismes (décomposition microbienne) soit à grosses mailles pour permettre l'accès à la totalité des acteurs (macroinvertébrés et microorganismes). La litière est pesée avant et après incubation dans le ruisseau de manière à obtenir la perte de masse due au processus de décomposition. La capacité de cette méthode à détecter les perturbations de l'écosystème a été plusieurs fois vérifiée, et inventoriée par Gessner et Chauvet (2002).



**Figure I.7** Sacs de litière à grosses (à gauche) et à fines mailles (à droite) en forme de tétraèdres. (Source : H. Roussel).

#### ***I.D.1.d. Facteurs de variations***

Les caractéristiques physiques et chimiques de l'eau peuvent influencer le taux de décomposition des litières, en agissant sur les communautés de micro et macro-décomposeurs. En effet, la présence et de certains hyphomycètes et leur activité va dépendre de la température de l'eau (Chauvet et Suberkropp, 1998). Le pH joue également un rôle important comme le montrent les nombreuses études menées sur l'impact de l'acidification des ruisseaux (Dangles et Guerold, 1998; Dangles *et al.*, 2004; Pye *et al.*, 2012). Des conditions eutrophes peuvent également avoir un effet délétère sur la décomposition des litières par les macroinvertébrés (Webster *et al.*, 1983) même si une eutrophisation modérée aura tendance à stimuler la décomposition des feuilles (Allen *et al.*, 2002).

Le taux de décomposition dépend de l'activité fongique mais également de la richesse de déchiqueteurs et de la densité des espèces les plus efficaces (Dangles et Malmqvist, 2004). Certains chercheurs ont signalé que les zones de dépôt sont des lieux privilégiés de décomposition de feuilles lorsque la densité des trichoptères déchiqueteurs de feuilles culmine (Kobayashi et Kagaya, 2005). Par ailleurs, au sein des déchiqueteurs, les taxons n'ont pas les mêmes capacités de décomposition et certains sont plus sélectifs que d'autres sur la ressource (p. ex. *Sericostoma personatum* et *Gammarus pulex* : Friberg et Jacobsen, 1994). En conséquence, un changement de communauté modifie le taux de décomposition des litières. Cependant les effets d'un changement de biodiversité sont très variables du fait des interactions entre espèces à trois niveaux trophiques différents : litière, microorganismes et déchiqueteurs (Costantini et Rossi, 2010).

La qualité de la litière végétale est également une source de variation du taux de décomposition des litières, les caractéristiques chimiques des feuilles (concentration en azote, lignine ou tanins) influençant leur taux de décomposition (Lecerf *et al.*, 2007). Cette ressource, de nature discrète et éphémère, présente une disponibilité variable au cours du temps et de l'espace dans le ruisseau. Par exemple, dans les régions tempérées, la chute des feuilles se déroule en automne, même si des études ont montré qu'elle pouvait avoir également lieu en été (Richardson, 1992; Hoover *et al.*, 2011).

## **I.D.2. La bioturbation**

### ***I.D.2.a. Définition***

Le processus de bioturbation a récemment été redéfini pour les milieux aquatiques par Kristensen *et al.* (2012) comme étant "tous les processus de transport effectués par les animaux affectant directement ou indirectement les matrices de sédiment ". La bioturbation en milieu aquatique peut être séparée en deux processus : (1) la ventilation qui correspond au mouvement des fluides et des solutés et (2) le remaniement sédimentaire qui correspond au mouvement des particules solides (Kristensen *et al.*, 2012). Le remaniement sédimentaire, processus qui nous intéresse particulièrement dans le cadre de cette thèse, se traduit par un mélange actif du substrat. Celui-ci affecte les propriétés et la distribution des sédiments fins et de la matière organique, la structure des communautés d'invertébrés, et les taux des flux de carbone et d'éléments nutritifs et de la transformation des écosystèmes (Aller, 1982; Aller, 1988; Mermillod-Blondin, Marie, *et al.*, 2003; Covich *et al.*, 2004; Nogaro *et al.*, 2009; Creed *et al.*, 2010; Mermillod-Blondin, 2011; Statzner, 2012).

Chaque espèce impliquée dans la bioturbation génère un mode de remaniement qui lui est spécifique et qui dépend notamment de ses traits morphologiques et comportementaux. Ces modes de remaniement ont permis de répartir les organismes bioturbateurs en groupes fonctionnels : les biodiffuseurs, les convoyeurs vers le haut, les convoyeurs vers le bas, les régénérateurs (p. ex. François *et al.*, 2001; Kristensen *et al.*, 2012) Les détails de ces groupes fonctionnels se trouvent dans la **Figure I.8**.

### ***1.D.2.a. Remaniement sédimentaire en milieu lotique***

Dans les zones de dépôt de ruisseau, la faune benthique est potentiellement un agent géomorphologique clé (Moore, 2006). En effet, la faible vitesse du courant en dehors des crues, la faible granulométrie et l'abondance d'invertébrés ayant une forte affinité pour les habitats interstitiels et/ou ayant des capacités de fouissage sont autant de caractéristiques de l'habitat favorables à la réalisation du processus de remaniement sédimentaire.


Le remaniement sédimentaire n'est pas actuellement communément étudié dans les écosystèmes lotiques, expliquant pourquoi son importance écologique et ses facteurs de régulation ne sont pas encore bien compris (Statzner, 2012). Cependant cette mesure fonctionnelle peut être un complément utile au taux de décomposition des litières pour évaluer l'intégrité écologique des cours d'eau exposés aux perturbations humaines. En effet, l'activité de remaniement sédimentaire est contrôlée par un large éventail de facteurs abiotiques (par exemple, la température, les propriétés des sédiments) et biotiques (par exemple, la densité, la diversité et la structure des communautés d'invertébrés benthiques) (Parkyn *et al.*, 1997; Flecker *et al.*, 1999; Ouellette *et al.*, 2004; Duport *et al.*, 2006), ce qui suggère que les impacts anthropiques sur les ruisseaux pourraient affecter ce processus.




## Bioturbation:

## Les déplacements de particules (remaniement sédimentaire) et d'eau (ventilation) dans les sédiments dus aux activités de la faune (\*).

## Les acteurs de la bioturbation<sup>(#)</sup> peuvent être regroupés en différents groupes fonctionnels.



**Biodiffuseurs**  Organismes qui mélangent les sédiments de façon homogène sur de courtes distances.

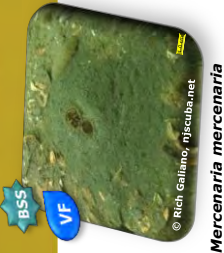
Les sous-groupes sont les biodiffuseurs de surface , les biodiffuseurs de sous-surface  et les biodiffuseurs à galeries  .


**Convoyeurs vers le haut**  
Organismes orientés verticalement dans les sédiments, qui se nourrissent la tête en bas et déposent leurs déchets à la surface des sédiments.



**Ventilateurs de terriers fermés**

Organismes positionnés dans des terriers en forme de I ou J. Pour respirer, il pompent de l'eau oxygénée dans leur terrier grâce à des mouvements de leur corps ou de cils. Certains bivalves aspirent et recrachent de l'eau dont l'oxygène peut fuir vers l'extérieur de leurs siphons.



**Ventilateurs de terriers ouverts**  **Organismes qui construisent des terriers en forme de Y ou U. Afin de respirer, ils font circuler de l'eau oxygénée (dans le sens tête vers queue) en faisant onduler leur corps ou en bougeant leurs pattes de nage.**



**Régénérateurs**  Organismes qui creusent et maintiennent des terriers, transportant le sédiment du fond vers la surface. Dans les terriers, peuvent tomber des particules de surface ou provenant de l'effondrement des parois.



**Convoyeurs vers le bas**  
Organismes orientés verticalement dans les sédiments, qui se nourrissent la tête en haut et déposent leurs déchets en profondeur.



(\*) : la définition est ici limitée à la faune aquatique. La faune des sols, des plantes aquatiques et terrestres peuvent également générer de la bioturbation.

(\*\*) : seulement des exemples d'espèces de macrofaune (c.a.d. organismes retenus sur un tamis de 0,5 mm) sont donnés ici.



### ***1.D.2.b. Méthode d'étude à définir***

La quantification du remaniement sédimentaire peut être réalisée de manière directe à partir de la mesure de la quantité de sédiment déplacé (Berkenbusch et Rowden, 1999; Lohrer *et al.*, 2005; Maire *et al.*, 2007). Elle est néanmoins le plus souvent réalisée à partir d'une approche indirecte faisant intervenir une modélisation mathématique de l'évolution temporelle de la distribution verticale de la concentration de traceurs des particules sédimentaires (Aller, 1982; Boudreau, 1986; Gerino *et al.*, 1994; François *et al.*, 1997; Gerino *et al.*, 1998; François *et al.*, 2001; François *et al.*, 2002; Gilbert *et al.*, 2003; Meysman *et al.*, 2003). Les luminophores (c.-à-d. des particules sédimentaires recouvertes d'une peinture fluorescentes sous lumière ultra violette) figurent parmi les traceurs les plus souvent utilisés à cet effet (Gilbert *et al.*, 2003; Solan, Cardinale, *et al.*, 2004; Gerino *et al.*, 2007; Maire *et al.*, 2007). Leur distribution verticale dans la colonne sédimentaire est classiquement mesurée après un temps donné d'incubation et les profils verticaux de leurs concentrations dans la colonne sédimentaire obtenue par découpage puis comptage des luminophores dans chacune des couches correspondantes.

Cette approche a été critiquée par Maire *et al.* (2006) du fait de : (1) l'impossibilité d'accéder à la cinétique du remaniement sédimentaire, (2) la limitation de la résolution verticale liée à l'existence d'une valeur minimale de l'épaisseur de découpage, (3) la limitation de la résolution horizontale à la surface de la carotte. Ces mêmes auteurs ont proposé une approche alternative basée sur l'utilisation couplée d'aquariums plats et de techniques de prises et d'analyses d'images à haute fréquence. La faisabilité et l'intérêt de cette approche ont notamment été démontrés dans le cas du bivalve *Abra ovata* qui induit un remaniement sédimentaire de type biodiffusif à l'intérieur d'un réseau de galeries coniques intercepté par le plan de la face de l'aquarium plat utilisé (Maire *et al.*, 2006). La faisabilité de cette approche reste par contre à démontrer pour d'autres types de remaniement sédimentaire. Afin d'étudier le remaniement sédimentaire d'organismes à faible profondeur, des techniques d'imagerie de surface ont été proposées pour estimer les déplacements animaux horizontaux et les traces d'activité en surface (Hollertz et Duchêne, 2001; Maire *et al.*, 2007; Robert et Juniper, 2012). Cependant, ces types d'approches ne sont que marginalement utilisés en raison du coût de l'équipement vidéo/télémétrique nécessaire et des limitations logistiques inhérentes.

Dans les ruisseaux, le sédiment n'est pas assez cohésif pour permettre l'utilisation de la méthode de découpe après carottage. Par ailleurs, nous ne connaissons que très peu d'organismes identifiés comme acteurs de la morphologie de l'habitat en ruisseau (Statzner, 2012). Il n'existe donc pas de méthode de quantification applicable facilement à l'étude du remaniement de sédiments non-cohésifs et réalisé par la faune des ruisseaux.



## **Chapitre II. Objectifs et démarche scientifique**



## Objectifs et démarche scientifique

### **II.A. Problématique et objectifs**

#### **II.A.1. Problématique générale**

Les ruisseaux sont composés d'une mosaïque d'habitats qui se distinguent par leur structure physique, leur composition faunistique et leur fonctionnement. Les zones de dépôt sont des habitats soumis à de faibles courants où s'accumulent les sédiments fins ainsi que la matière organique particulaire. Ces zones ont été relativement peu étudiées en comparaison des faciès d'érosion, notamment sur le plan fonctionnel.

Les ruisseaux sont des écosystèmes uniques car ils présentent de hauts niveaux d'ouverture (fort lien avec les écosystèmes adjacents), une forme linéaire (lit du cours d'eau) et d'un fonctionnement unidirectionnel (flux principalement de l'amont vers l'aval). La dynamique de ces écosystèmes entraîne une prévalence des flux de matières par rapport aux stocks. En conséquence, un enjeu majeur pour le développement de la vie dans ces systèmes réside dans la rétention des ressources. L'étude des zones de rétention apparaît donc importante pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes de ruisseau dans leur ensemble (Thompson et Lake, 2010). De plus, ces zones de dépôt présentent un courant faible et une réserve de nourriture qui en font des habitats refuges pouvant permettre une plus grande résilience de l'écosystème à la suite de perturbations hydrologiques (Lancaster et Hildrew, 1993).

La composition faunistique des ruisseaux réagit nettement aux perturbations (Resh *et al.*, 1988). La faune benthique étant directement impliquée dans les processus écologiques clés (p. ex. décomposition des litières), un changement de la composition faunistique peut affecter le fonctionnement de l'écosystème (Statzner *et al.*, 2001; Menezes *et al.*, 2010).

La décomposition des litières est un processus fondamental dans le fonctionnement de l'écosystème ruisseau du fait que la litière végétale représente la principale ressource énergétique des ruisseaux forestiers (Vannote *et al.*, 1980; Wallace *et al.*, 1997). Dans les zones de dépôt, l'accumulation de litière qui résulte d'une diminution de la vitesse du courant et de la présence d'obstacles rend cet habitat très favorable à l'occurrence de ce processus et à la présence d'organismes impliqués dans ce processus (Dangles, 2002a).

L'accumulation de sédiments fins dans les zones de dépôt entraîne un piégeage de la matière organique particulaire s'y trouvant (Speaker *et al.*, 1984; Metzler et Smock, 1990; Eggert *et al.*, 2012). Cette matière organique stockée peut alors être remobilisée pour les organismes décomposeurs par le processus de remaniement sédimentaire biologique (Creed *et al.*, 2010). Le remaniement sédimentaire induit par la faune peut également entraîner une hétérogénéité des sédiments favorisant la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés benthiques (Statzner, 2012). Certains invertébrés benthiques ont déjà été identifiés comme ingénieurs de leur environnement physique dans les ruisseaux de tête de bassin (Jones *et al.*, 1994; Statzner *et al.*, 1996; Statzner *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2010; Statzner, 2012).

Classiquement, les ruisseaux forestiers de tête de bassin sont considérés comme peu impactés et, par conséquent, sont utilisés comme des écosystèmes de référence pour l'étude fondamentale en écologie. Dans ce contexte, la gestion forestière est le facteur principal d'hétérogénéité qui agit sur les propriétés fondamentales des zones de dépôt : sédiments, température, qualité et quantité des litières terrestres, production primaire autochtone.

## **II.A.2. Objectifs et organisation du travail de thèse**

Le but de mon travail a donc été dans un premier temps de décrire les caractéristiques géomorphologiques et faunistiques des zones de dépôt et leurs variabilités spatio-temporelles.

Dans un second temps, je me suis attachée à évaluer la capacité de cet habitat à répondre à une perturbation de l'écosystème. Dans notre zone d'étude, les ruisseaux pris en compte ne subissent que très peu d'impacts extérieurs mis à part une gestion forestière à petite échelle. La perturbation de la ripisylve est susceptible d'engendrer des changements de flux entre forêt et ruisseau qui peuvent influencer la structure physique et la communauté de macroinvertébrés des cours d'eau. L'impact de la perturbation sur le fonctionnement de cet habitat a été estimé à travers les variations d'intensité des processus de bioturbation et de décomposition des litières.

Finalement, la mise en évidence du processus *in situ* de bioturbation particulaire (c.-à-d. remaniement sédimentaire) en zone de dépôt a conduit à réaliser des expérimentations en laboratoire afin de déterminer la capacité de remaniement sédimentaire de quelques

organismes caractéristiques de la zone de dépôt. Le lien entre les deux processus (décomposition des litières et remaniement sédimentaire) a également été abordé.

En résumé, cette thèse avait pour but d'apporter des éléments de réponse à 3 questions :

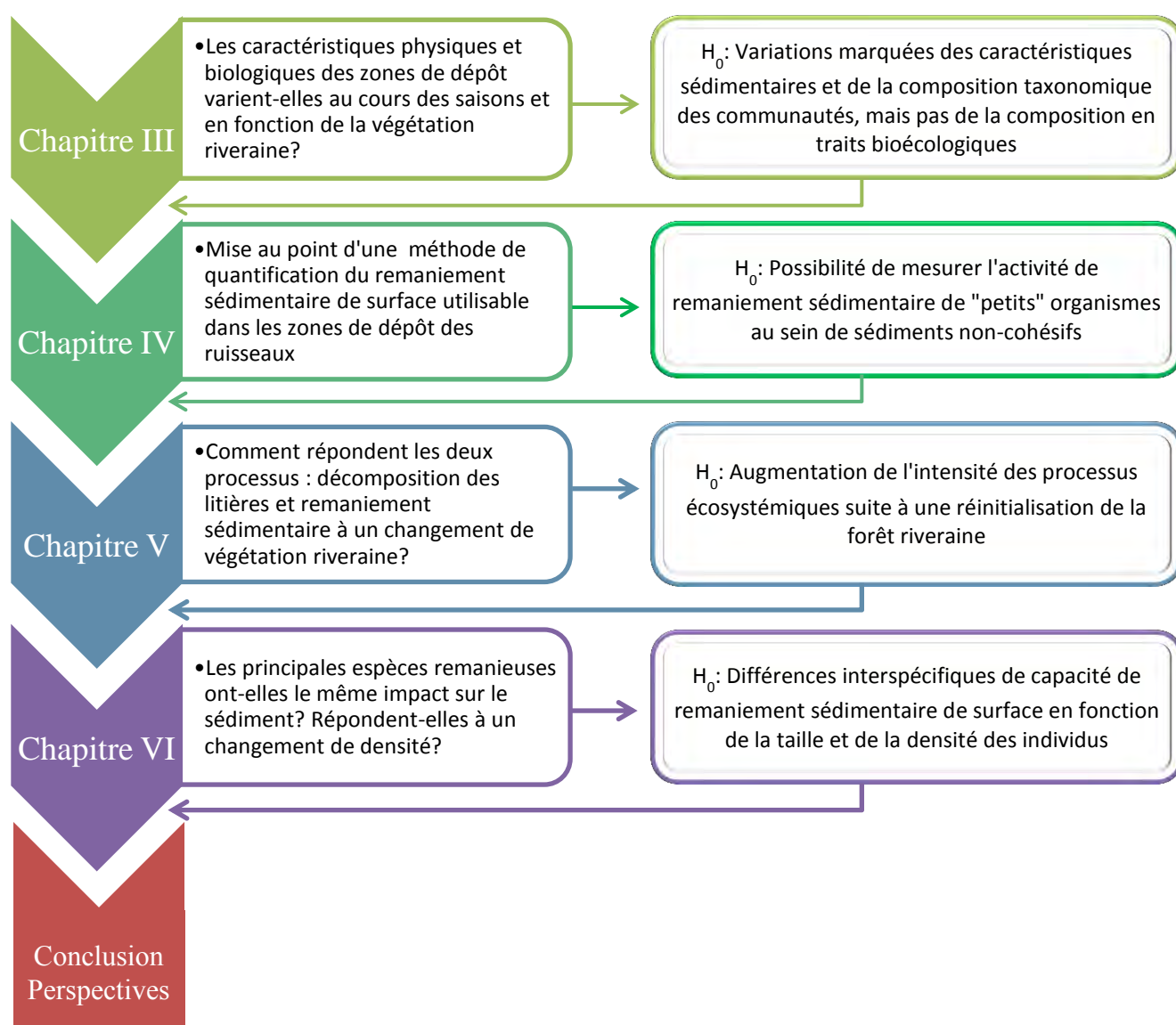
- quelles sont les caractéristiques physiques, chimiques et faunistiques des zones de dépôt en ruisseau forestier ? Et comment ces caractéristiques varient-elles au cours de l'année et lors de la réinitialisation de la succession forestière de la ripisylve ?
- quel est l'impact d'un changement de stade de végétation de la ripisylve sur le fonctionnement des zones de dépôt dans les cours d'eau forestiers de tête de bassin ?
- quels sont les facteurs de variabilité interspécifique du remaniement sédimentaire de surface induit par les macroinvertébrés benthiques en zone de dépôt ?

Les éléments de réponse qui ont pu être apportés lors de ce travail de thèse ont permis de valider plusieurs hypothèses quant aux facteurs biotiques et abiotiques modulant les processus de décomposition des litières et de remaniement sédimentaire dans les zones de dépôt de cours d'eau forestiers et plus généralement, l'apport de l'étude des zones de dépôt dans la compréhension de liens forêt-ruisseau. Les hypothèses ainsi que les principaux résultats qui ont conduit à leur établissement vont être présentés dans les différents chapitres de ce manuscrit :

- le chapitre III correspond à une étude de caractérisation saisonnière de l'habitat zone de dépôt des ruisseaux de tête de bassin d'un point de vue géomorphologique et biologique (communauté macrobenthique). Une partie des relations trophiques potentielles y est présentée.
- le chapitre IV présente l'approche méthodologique développée pour étudier le remaniement sédimentaire de surface dans les sédiments non-cohésifs de ruisseau. Ce chapitre a été en partie publié sous la forme de l'article "A cost-effective method to quantify biological surface sediment reworking", *Hydrobiologia* (De Nadaï-Monoury *et al.*, 2013) et qui est présenté dans l'Annexe 1 de ce manuscrit.
- le chapitre V analyse l'effet de la différence de canopée sur le fonctionnement de la zone de dépôt et plus particulièrement sur les processus de décomposition des litières et de remaniement sédimentaire. Les résultats sont rapportés dans un manuscrit en cours de révision pour publication dans la revue *Freshwater Biology* intitulé "Forest canopy cover determines invertebrate diversity and

ecosystem processing rates in depositional zones of forested headwater streams." et qui est présenté dans l'Annexe 2 de ce manuscrit.

- le chapitre VI regroupe une série d'expériences en laboratoire conduites pour analyser la capacité et le mode de remaniement sédimentaire de différents taxons caractéristiques des zones de dépôts et présentant des capacités de fouissage connues.
- le dernier chapitre (VII) correspond à la conclusion générale de la thèse et les perspectives de recherches découlant des travaux réalisés.



**Figure II.1** Diagramme représentant les questions et les objectifs de la thèse agencés dans les différents chapitres. Les questions clés et les hypothèses testées correspondantes sont données dans les boîtes de dialogues de gauche et de droite, respectivement.

## II.B. Approche méthodologique

### II.B.1. Sites d'étude

#### *II.B.1.a. La Montagne Noire*

Les ruisseaux de tête de bassin étudiés se situent en Montagne Noire. La Montagne Noire est un massif de moyenne montagne qui constitue l'ensemble le plus méridional du Massif Central Français. Elle se situe à la rencontre de quatre départements (Aude, Tarn, Haute-Garonne et Hérault). Cette région montagneuse dont l'importance de ces forêts lui a valu son nom dans les temps plus anciens, est encore pourvue d'une riche végétation ligneuse. Cette région est également parsemée de lacs artificiels, servant essentiellement comme retenues d'eau pour alimenter le Canal du Midi.

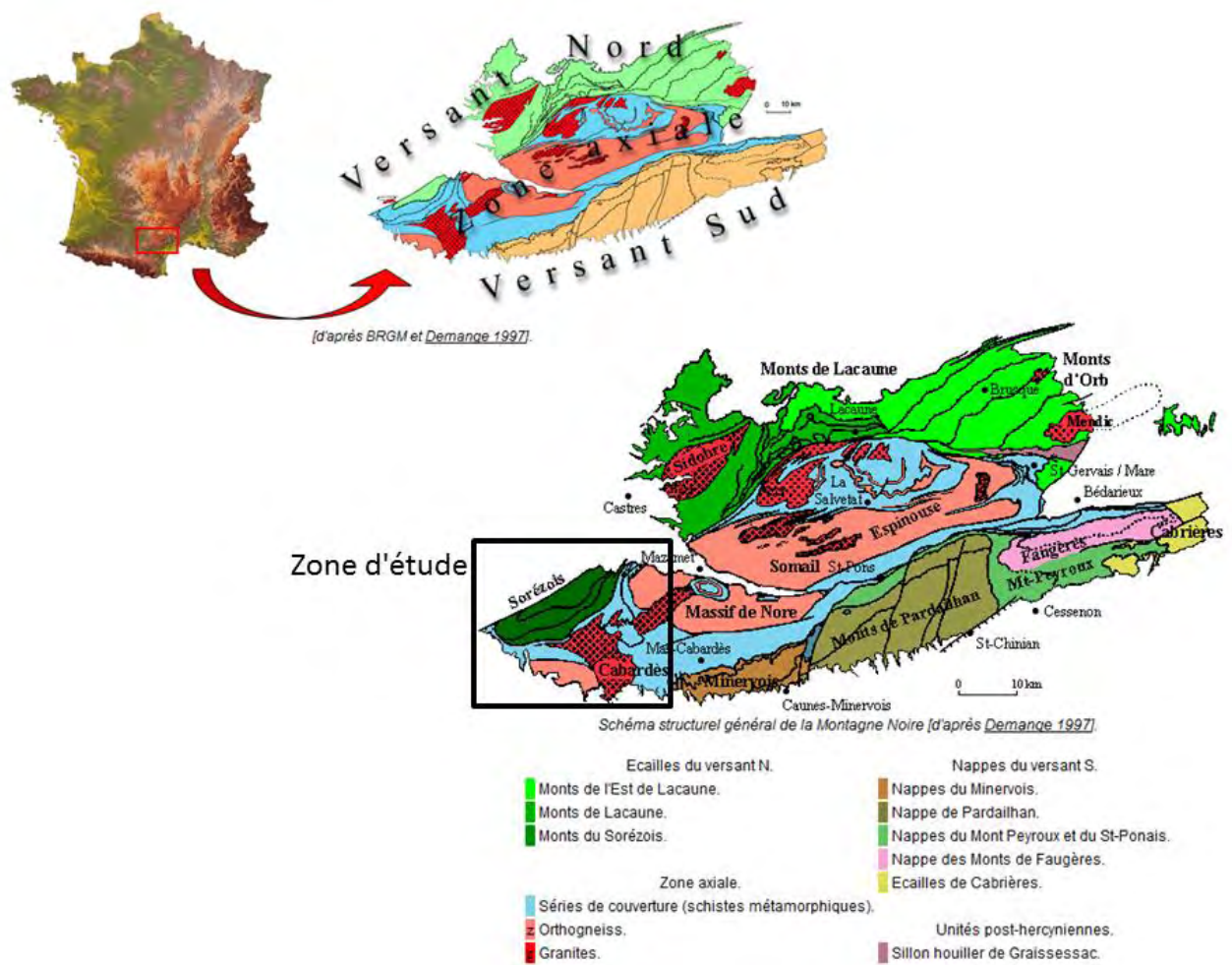
L'altitude de cet ensemble varie de 350 m en plaine et 500 m sur les plateaux à 1210 m (Pic de Nore). La ligne de crête de la Montagne Noire constitue la ligne de partage des eaux entre les bassins atlantiques et méditerranéens.

Le climat est plutôt à tendance océanique avec des températures douces (moyenne annuelle 10°C) et des précipitations abondantes (150 à 160 jours de pluie par an, pluviosité annuelle > 900 mm), des brouillards fréquents et une humidité atmosphérique élevée.

L'analyse géomorphologique de la Montagne Noire montre qu'elle est composée de trois zones majeures allongées de l'ouest-sud-ouest à l'est-nord-est (Geze, 1979) (**Figure II.2**) :

- le versant Nord, constitué de terrains en épi à mésométamorphiques et où se situent le massif granodioritique du Sidobre à l'ouest et le massif granitique du Mendie à l'est ;
- la zone axiale, constituée par des massifs gneissiques (Saint-Ferréol, Pic de Nore et Agout) recoupés par des granites (Lampy, Martys et Angles) ;
- le versant Sud, composé d'un important ensemble métamorphique constitué par les gneiss des Cammazes et de Saint-Ferréol encadrés de part et d'autre de formations mica schisteuses et quartzitiques plus connues sous le nom de "schistes X".

Notre étude a été restreinte à la partie Sud-Ouest de ce massif montagneux (**Figure II.2**).



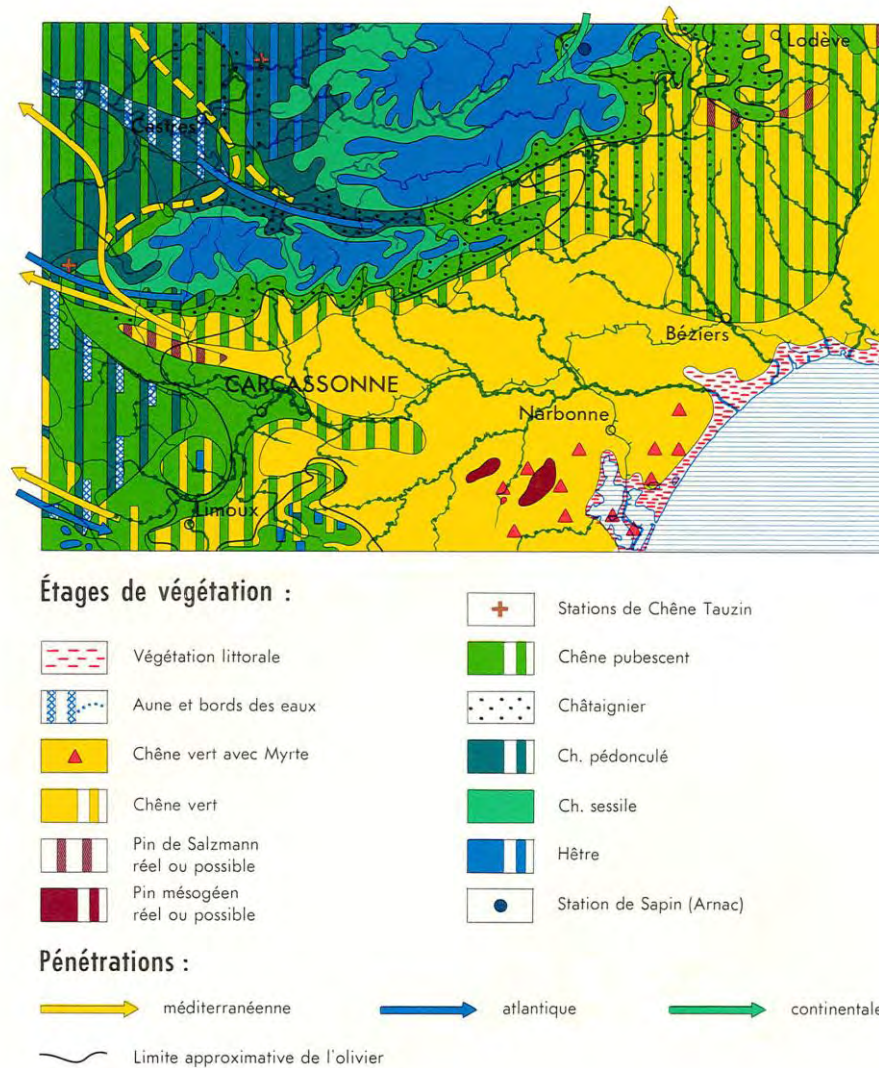
**Figure II.2** Carte géomorphologique de la Montagne Noire. Source des cartes Nicolas Tormo (<http://nicolas.tormo.free.fr>)

La végétation de la Montagne Noire peut également être séparée en trois parties (**Figure II.3** et **Figure II.4**, pour notre zone d'étude) :

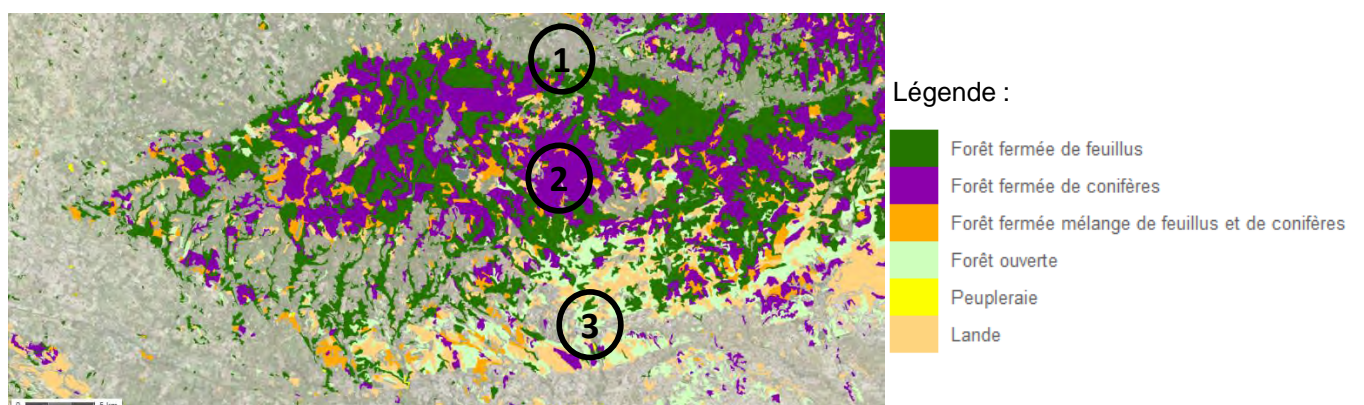
1. le versant nord, recouvert de forêts composées d'environ 55 % de feuillus (hêtres et châtaigniers, principalement) et de résineux plantés (épicéas, sapins) ;
2. les hauts-plateaux du massif de la Montagne Noire, dominés par des forêts sub-montagnardes de chênes, châtaigniers et hêtres parfois en mélange avec des épicéas ou des sapins plantés le long des crêtes ;
3. le versant sud, possédant la nudité et l'aridité des zones méditerranéennes avec chênes verts, oliviers, pins et garrigue.

Notre zone d'étude se place dans la zone la plus à l'ouest de la Montagne Noire, nous n'avons pas de végétation méditerranéenne autour de nos sites d'étude.

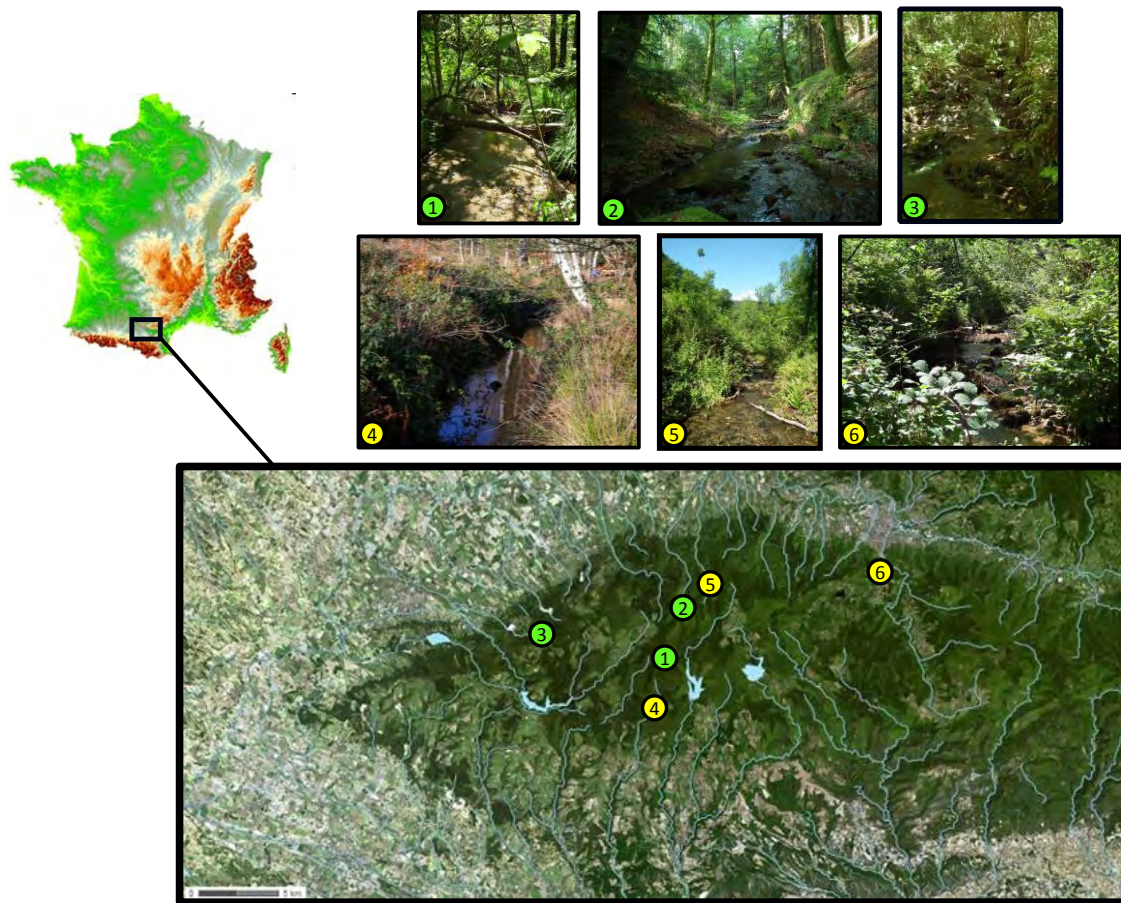




**Figure II.3** Carton botanique extrait de la carte de la végétation de Carcassonne (1964); Echelle 1 :1 250 000, (Source : P. Rey)



**Figure II.4** Carte forestière de la Montagne Noire. Source BD forêt de l'institut national de l'information géographique et forestière (Géoportail).



**Figure II.5** Localisation des 6 stations d'étude dans la Montagne Noire dont 3 ruisseaux traversant des forêts matures (1-Lampy / 2-Pas du Sant / 3-Orival) et 3 autres traversant une forêt au stade précoce (4-Bergnassonne / 5-Bernazobre / 6-Montaud). Les ruisseaux ont été appariés 2 à 2 au cours de notre étude (1-4, 2-5 et 3-6). Source de la photographie aérienne : Institut national de l'information géographique et forestière (Géoportail). Source des photographies des ruisseaux E. Monoury.

Les activités anthropiques sont peu nombreuses dans la Montagne Noire. La principale activité humaine correspond à l'exploitation forestière (Laitung *et al.*, 2002; Lecerf *et al.*, 2005). Les forêts sont soit des forêts domaniales gérées par l'ONF (Office National des Forêts) soit des propriétés privées. Récemment, des éoliennes ont été installées sur certaines crêtes (notamment entre le Bergnassonne et le Lampy) entraînant une coupe rase de la végétation autour de ces ouvrages. Un autre impact anthropique réside dans le pompage d'eau pour l'alimentation en eau potable des populations, il s'agit alors de retenues d'eau ou des stations de pompage. Plus anciennes, d'autres retenues d'eau ont été réalisées pour l'alimentation en eau du canal du midi. Il existe peu d'activités d'agriculture ou d'élevage. Les habitations sont peu nombreuses sur le massif et concentrées en villages ou hameaux en aval de nos stations.

### **II.B.1.b. Les stations d'étude**

Les cours d'eau étudiés sont situés entre 300 et 700m d'altitude. Ils ont été choisis de manière à minimiser la variation des facteurs environnementaux autres que les variations de couvert et de diversité de la végétation riveraine. Le lit des cours d'eau est caractéristique des ruisseaux de petite montagne marquées par une succession de rapides et de replats.

Concernant la géologie des sites, d'après la carte géologique établie par Fournier-Vinas (1971), les bassins versants des cours d'eau sont constitués de schistes métamorphiques et gneiss, principalement, avec des affleurements de couches calcaires (Pas du Sant, Bernazobre et Orival) ou granitiques (Lampy, Bergnassonne et Montaud).

La végétation riveraine des cours d'eau étudiés est composée d'une prédominance de feuillus et offre un gradient de richesse spécifique important. Nous avons défini deux catégories de sites d'étude, une première catégorie se situe dans des forêts matures (FM), une seconde dans des forêts en régénération ayant subies une coupe rase quelques années auparavant (1-5 ans) (**Figure II.5**) afin d'obtenir une différence d'ouverture de canopée importante. Pour cela, trois ruisseaux fortement ombragés ont été sectionnés (Lampy, Sant et Orival), ils sont bordés exclusivement par des forêts de feuillus matures (>30 ans), dominées par le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et le chêne (*Quercus* sp.). Chacun de ces trois ruisseaux sous forêt mature (FM) a été jumelé à un cours d'eau impacté traversant une forêt au stade précoce (respectivement : Bergnassonne, Bernazobre et Montaud). Les forêts au stade précoce (FSP) correspondent à des forêts se régénérant spontanément. La longueur de rive ayant été soumise à l'exploitation forestière varie de 250 à 550 m. Les opérations de sylviculture ont été menées de manière à limiter à la fois la destruction du lit par les machines de récolte et l'apport de sédiments fins transportés par les eaux de surface. Puisqu'aucune zone de réserve (bande de végétation le long du ruisseau) n'a été laissée le long des rives des ruisseaux, la végétation riveraine est composée d'un début de succession de végétation, c.à.d. d'une végétation herbacée, de jeunes arbres (*Salix* spp., *Populus* spp., *Fraxinus* sp., *Alnus glutinosa* Gaertn.), de taillis (*Corylus avellana*, L.) et de sous-bois (*Rubus* spp.). Notre étude a été menée spécifiquement sur un tronçon d'environ 50 m sélectionné sur le tiers inférieur des cours d'eau impactés. Au sein de chaque paire (**Figure II.5**) les ruisseaux comportaient des caractéristiques morphologiques équivalentes (**Tableau II.1**).



**Tableau II.1** Description des trois paires de tronçons de ruisseaux entrant dans cette étude. Chaque paire est constitué d'un ruisseau traversant une forêt mature (FM) et d'un ruisseau traversant une forêt au stade précoce (FSP). La moyenne et l'erreur standard sont données pour l'ouverture de canopée ( $n=5$  zones de dépôt).

Paramètre	Paire 1		Paire 2		Paire 3	
Code	P1-FM	P1-FSP	P2-FM	P2-FSP	P3-FM	P3-FSP
Nom	Lampy	Bergnassonne	Sant	Bernazobre	Orival	Montaud
Type de végétation riveraine	Forêt mature	Forêt au stade précoce	Forêt mature	Forêt au stade précoce	Forêt mature	Forêt au stade précoce
<b>Caractéristiques des ruisseaux</b>						
Latitude N	43°25'07"	43°23'50"	43°27'48"	43°29'07"	43°26'18"	43°29'52"
Longitude E	2°11'15"	2°12'01"	2°12'06"	2°12'40"	2°05'41"	2°15'58"
Altitude (m.a.s.l.)	705	630	565	320	475	330
Ordre	2	2	3	3	2	3
Surface du bassin versant (km <sup>2</sup> )	1,2	2,1	3,4	5,6	2,3	4,0
Surface de coupe forestière (km <sup>2</sup> )	-	0,07	-	0,04	-	0,05
Largeur (m)	1,6 - 2,4	1,4 - 2,8	2,6 - 5,3	2,1 - 4,6	1,5 - 5,5	2,3 - 3,6
Ouverture de canopée (%)	12,4 ±1,1	45,2 ±6,6	10,7 ±2,5	38,9 ±9,1	3,5 ±0,7	38,4 ±4,5

## II.B.2. Approche expérimentale

### II.B.2.a. Décomposition des litières

La décomposition des litières végétales a été quantifiée par perte de masse (Bärlocher, 2005). Une autre approche par suivi de la perte de surface foliaire a également été testée dans ce travail.

#### Préparation de la litière végétale

Des feuilles abscisées d'aulne (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn) ont été récoltées durant l'automne (2010 ou 2011) puis mises à sécher à température ambiante. Une masse prédéterminée de ces feuilles a été conditionnée dans des sacs à litières (Bärlocher, 2005). Les sacs à litières sont des filets de maille calibrée (1 cm ou 250 µm) permettant l'accès à la litière pour les organismes décomposeurs tout en retenant les feuilles ensemble. Les filets de maille 250 µm sont utilisés pour n'autoriser l'accès aux feuilles qu'aux microorganismes alors que les sacs de maille 1 cm permettent en plus l'accès à la macrofaune. Des contrôles sont réalisés pour évaluer la perte de masse qui serait due à la manipulation, la réhydratation et le transport des feuilles lors de la mise en place des sacs.

### Etude de la décomposition des litières par perte de masse

Après incubation, les feuilles ont été rincées sous un filet d'eau du robinet pour enlever les organismes ou le sédiment se trouvant à la surface. Les feuilles ont ensuite été placées dans une étuve à 60°C durant 5 jours. Puis elles ont été pesées (précision  $\pm 0,01$  g) après refroidissement dans un dessiccateur pour obtenir la masse sèche (MS). La masse de litière obtenue après incubation est divisée par la masse initiale afin d'obtenir la fraction de litière non décomposée ( $0 < R < 1$ ). Le taux de décomposition ( $k$ ) a ensuite été estimé à partir d'un modèle exponentiel :

et calculé suivant l'équation :

$$R_t = R_0 \times e^{-kt}$$

Avec  $R_t$  la proportion de masse restante à un temps  $t$  (en jours) sachant qu'en théorie le rapport  $R_0$  est égal à 1 au temps initial donc on force l'intersection à l'origine (0,1) dans le modèle. L'obtention du coefficient  $k$  se fait à l'aide de la méthode des moindres carrés par régression non-linéaire. Le temps  $t$  peut être remplacé par les degrés.jour (températures journalières moyennes cumulées sur la durée de l'expérimentation) pour corriger le  $k$  par la température.

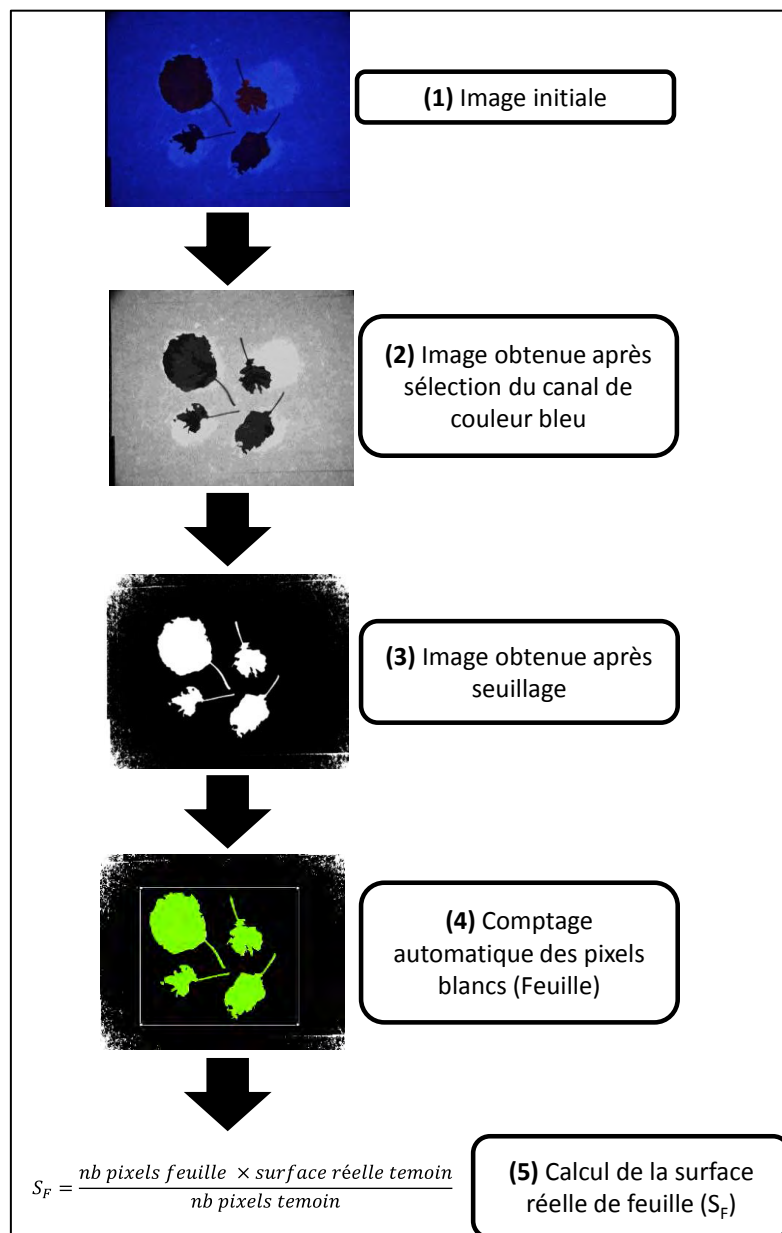
Dans notre étude, nous n'avons pas réalisé la cinétique de la perte de masse, la litière a été relevée en une seule fois. Nous avons donc obtenu le taux de décomposition par la formule suivante :

$$k = \frac{-\ln(R_t/R_0)}{t}$$

### Etude de la décomposition des litières par perte de surface foliaire

Au cours de l'expérience de décomposition de feuilles d'aulne *ex situ*, un suivi de la surface foliaire de chaque lot de feuilles a été réalisé tous les deux jours par prise de photos. Pour cela, les feuilles sont retirées délicatement des bassines expérimentales et placées sous lumière ultra-violette et sur fond vert, afin de maximiser le contraste entre les feuilles et le fond, puis prises en photo, à l'aide d'un appareil photo numérique 2Mpixels (Canon EOS 20D), avec une distance au fond et une distance focale fixes (**Figure II.6**, étape 1). Les photos ont ensuite été analysées par ordinateur à l'aide du logiciel Image-Pro Plus (MediaCybernetics, Inc). Pour cela, les composantes RVB (Rouge-Verte-Bleue) de chaque

image ont été extraites, et la composante bleue (permettant la meilleure distinction entre le fond et la feuille) a été sélectionnée (**Figure II.6**, étape 2). Ces images prétraitées ont ensuite été seuillées et binarisées pour séparer les deux types de pixels ("fond" et "feuille") (**Figure II.6**, étape 3). Un comptage de pixel automatique a ensuite été réalisé pour estimer la surface foliaire ( $S_F$ ) (**Figure II.6**, étape 4 et 5). La photo d'un réglet a ensuite permis la transformation de la surface en pixel vers une surface en m<sup>2</sup>. Les étapes de cette méthodologie sont présentées sur la **Figure II.6**.



**Figure II.6** Déroulement du traitement d'image pour obtenir la surface foliaire. Pour les détails méthodologiques, voir le texte.

La surface de litière obtenue après incubation est divisée par la surface initiale afin d'obtenir la fraction de litière non décomposée ( $0 < R < 1$ ). Le taux de décomposition ( $k$ ) a ensuite été estimé à partir d'un modèle exponentiel suivant l'équation :

$$R_t = R_0 \times e^{-kt}$$

Avec  $R_t$  la proportion de surface restante à un temps  $t$  (en jours). Le temps  $t$  peut être remplacé par les degrés.jour (températures journalière moyennes cumulées sur la durée de l'expérimentation) pour corriger le  $k$  par la température. Une régression non-linéaire a été utilisée pour obtenir  $k$  en faisant appel à la méthode des moindres carrés ordinaires comme critère d'ajustement.

### ***II.B.2.b. Remaniement sédimentaire***

Le remaniement sédimentaire est traditionnellement mesuré par l'étude du mélange vertical plus ou moins profond des particules (Maire *et al.*, 2007). Le sédiment trouvé au niveau des zones de dépôt des ruisseaux de tête de bassin ne permet pas d'effectuer un suivi classique de l'enfouissement de particules. Cette particularité du sédiment, les conséquences sur la mesure du remaniement sédimentaire et la solution proposée dans ce travail sont discutées et détaillées dans le **Chapitre IV** de ce manuscrit. Il s'agit d'étudier les mouvements de surface des particules.

#### Quantification de la surface remaniée

Des traceurs particuliers inertes fluorescents (luminophores ; Partrac Ltd) ont été disposés, après humidification, à la surface du sédiment de manière à obtenir une couche mince et uniforme d'environ 2 mm de haut (50 g). La gamme de taille du traceur (300-800  $\mu\text{m}$ ) a été choisie pour correspondre à la distribution granulométrique des sédiments fins naturels. Le remaniement sédimentaire de surface a été quantifié comme la vitesse à laquelle les luminophores disparaissaient de la surface des sédiments en postulant que les traceurs subissaient les mêmes mouvements que les particules de sédiments induits par la faune (Mahaut et Graf, 1987). Le suivi des particules s'est fait par acquisition sous lumière ultra-violette ( $\lambda$  : 365 nm) de photos numériques prises à la verticale de la surface de chaque microcosme. Le logiciel d'analyse d'image Image-Pro Plus (MediaCybernetics, Inc.) a été utilisé pour quantifier les surfaces occupées par les luminophores et par le sédiment du ruisseau après extraction de la composante rouge et seuillage de chaque photo. La

connaissance de la taille des microcosmes a ensuite permis la transformation de la surface exprimée en pixel en une surface exprimée en cm<sup>2</sup>. Pour les détails de la méthode, voir le **Chapitre IV**.

#### Calcul du taux de remaniement sédimentaire de surface

Le taux de remaniement sédimentaire a été calculé suivant deux méthodes différentes :

- soit selon une régression linéaire simple entre le nombre de jours et la surface remaniée (portion linéaire de la courbe) :

$$S_R = RSS \times t + S_{R0}$$

Avec  $S_R$  la surface remaniée (en cm<sup>2</sup>) à un temps  $t$  (en jour) et  $S_{R0}$  la surface remaniée au temps initial qui est dans l'idéal égale à 0 et le  $RSS$  est exprimé en cm<sup>2</sup>.jour<sup>-1</sup>. Le taux de remaniement sédimentaire de surface ( $RSS$ ) a alors été calculé avec la méthode des moindres carrés.

- soit selon une fonction exponentielle : le taux de remaniement de surface exprimé en en jour<sup>-1</sup> correspondant alors à la vitesse d'occurrence du processus pour atteindre un niveau particulier de remaniement. La fonction s'écrivant :

$$\frac{dR_s}{dt} = RSS \times R_s$$

Ave  $R_s$  la proportion de surface non-remaniée à un temps  $t$  (en jours).

Le  $RSS$  est alors obtenu, comme le taux de décomposition, en résolvant l'équation :

$$R_s = R_{s0} \times e^{-RSS \times t}$$

par régression non-linéaire en utilisant la méthode des moindres carrés ordinaires comme critère d'ajustement.  $R_{s0}$  étant la proportion de surface non-remaniée au temps 0 jour, elle est idéalement égale à 1. Dans nos calculs nous l'avons fixée à 1.

Les taux de remaniement sédimentaire de surface obtenus par la méthode de calcul de régression linéaire étant très fortement corrélés à ceux obtenus par la méthode de calcul exponentiel dans les expériences menées en laboratoire ( $R^2=0,99$ ,  $F_{1,62}=8041$ ,  $p=2,2 \cdot 10^{-16}$ ,



$n=64$ ), les deux méthodes peuvent être considérées comme équivalentes. Fort de ce constat, nous avons choisi dans ce travail de calculer le *RSS* selon la méthode "linéaire" lorsque nous nous intéressions uniquement à la quantification du remaniement sédimentaire de surface et selon la méthode "exponentielle" lorsque le lien avec le processus de décomposition des litières a été étudié afin d'harmoniser les méthodes de calculs entre les deux processus de disparition de la matière.

### ***II.B.2.c. Inventaire du travail effectué***

Différents descripteurs écologiques ont été utilisés pour étudier l'écologie des zones de dépôts à différents niveaux d'organisations biologiques afin de répondre aux questions posées au cours de ce travail de thèse (**Tableau II.2**). Certains ont été utilisés pour décrire une évolution saisonnière et d'autres n'ont été utilisés qu'à une seule date.

La description détaillée des méthodes et outils utilisés pour chaque objectif (**Figure II.1**) est donnée dans les chapitres correspondants.

**Tableau II.2** Inventaire des descripteurs écologiques utilisés pour caractériser la zone de dépôt à chaque niveau d'organisation biologique considéré et amplitude temporelle pour chaque de station d'étude ou laboratoire. Sur une année, 4 saisons ont été considérées : hiver (H), printemps (P), été (E) et automne (A).

Echelle	Descripteurs	Lampy	Bergnassonne	Pas du Sant	Bernazobre	Orival	Montaud	Laboratoire
Population	Répartition spatiale Quelques taxons	H/P/E/A	H/P/E/A					
	Régime alimentaire (Contenus digestifs) 8 taxons	H/P/E/A	H/P/E/A					
	Remaniement sédimentaire de surface (Taux et Mode) 4 taxons							H
	Décomposition des litières (Taux)							H
Communauté	Structure taxonomique (Indices et assemblages)	H/P/E/A	H/P/E/A	E	E	E	E	
	Structure fonctionnelle (Traits bioécologiques)	H/P/E/A	H/P/E/A					
Ecosystème	Décomposition des litières (Taux)	E	E	E	E	E	E	
	Remaniement sédimentaire de surface (Taux)	E	E	E	E	E	E	

## **Chapitre III. Evolution saisonnière de l'écologie des zones de dépôt dans les ruisseaux forestiers**



## Evolution saisonnière de l'écologie des zones de dépôt dans les ruisseaux forestiers

Au vu des lacunes existantes dans la littérature sur la connaissance de la structure et du fonctionnement écologique des zones de dépôt, il a paru nécessaire dans un premier temps de caractériser ces habitats d'un point de vue géomorphologique et biologique. Ceci dans le but de définir des caractéristiques communes à ces habitats ainsi que leurs variations saisonnières éventuelles.

### **III.A. Introduction**

La zone de dépôt a été définie dans ce travail de thèse comme des habitats de ruisseaux à faible courant et à forte sédimentation de particules minérales fines et organiques. La formation de cet habitat est déterminée par les processus géomorphologiques régissant la répartition des sédiments et la matière organique dans les ruisseaux (Hawkins *et al.*, 1993). Dans les ruisseaux forestiers des régions tempérées, la saisonnalité du climat peut avoir de nombreux effets sur les zones d'accumulation notamment parce que le débit est lié aux précipitations. Le débit est plus élevé au printemps (crues printanières) du fait de la fonte des glaces et de l'importance des précipitations, en revanche, il est très faible en été car les précipitations sont plus rares. Le débit plus important observé au printemps est susceptible d'entraîner de profonds remaniements des sédiments et donc des modifications de la structure géomorphologique des habitats en déplaçant de grandes quantités de sédiment et de matière organique. En été, la diminution des précipitations diminue les apports de matériel minéral ou organique du bassin versant vers le ruisseau (Poff *et al.*, 1997) mais entraîne une plus grande sédimentation (Larsen *et al.*, 2009). Dans les ripisylves composées d'arbres à feuilles caduques, l'apport des litières végétales aux ruisseaux varient en quantité au cours de l'année, le pic d'apport se présentant à l'automne. De même, la production primaire dans le ruisseau va présenter une saisonnalité. La croissance des espèces photosynthétiques répond positivement à la quantité de radiation solaire, la température de l'eau, la quantité de nutriments disponibles (Kiffney *et al.*, 2004; Allan et Castillo, 2007), autant de facteurs qui changent selon la saison.

La macrofaune aquatique étant constamment soumise à la variabilité spatio-temporelle de l'environnement, les taxons présents dans un habitat sont ceux présentant les caractéristiques biologiques et les préférendums écologiques les plus appropriés (Hjulström, 1935a; Malavoi *et al.*, 2011b). En effet, d'importantes variations dans la structure des communautés d'invertébrés entre les habitats et entre les saisons ont été rapportées (Mackay et Kalff, 1969; Hawkins et Sedell, 1981; Giberson et Hall, 1988; Dolédec, 1989; Murphy et Giller, 2000; Bêche *et al.*, 2006; Šporka *et al.*, 2006). Les caractéristiques des zones de dépôt font de ces habitats des zones de refuge pour la faune benthique vis-à-vis du courant, mais constituent également une réserve de nourriture même en période estivale où les apports allochtones sont moindres (Lancaster et Hildrew, 1993). Les variations saisonnières de macrofaune peuvent être expliquées par les changements géomorphologiques de l'habitat entre les saisons mais aussi par les variations de cycle de vie des organismes présents et notamment, la succession de stades larvaires d'insectes qui entraîne des variations saisonnières de structure des communautés (Mackay et Kalff, 1969; Šporka *et al.*, 2006).

Les espèces présentes dans le milieu, à un moment donné de l'année, possèdent un ensemble de traits de vie spécifique. Par exemple, le régime alimentaire des macroinvertébrés varie en fonction du stade de développement de l'organisme et en fonction des ressources présentes dans le milieu (Céréghino, 2006; Felten *et al.*, 2008), deux variables liées à la saison. La variabilité de traits de vie peut être résumée dans une analyse de traits bioécologiques présents dans la communauté à chaque saison. La notion de trait peut être définie à chaque niveau d'intégration biologique : au niveau individuel, il s'agit d'une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable (Dangles et Guerold, 1998); au niveau des communautés, un trait correspond à l'ensemble des informations qualitatives et quantitatives associées à la biologie et à l'écologie des espèces structurant la communauté (Dangles *et al.*, 2004); enfin, au niveau des écosystèmes, la notion de trait se rapporte à l'efficacité d'un processus écosystémique (Dangles et Guerold, 1998). Les traits servent à définir « l'image fonctionnelle » des communautés de macroinvertébrés benthiques (Dangles *et al.*, 2004). En complément, des approches structurelles classiques où les similitudes dans l'occurrence des espèces sont analysées. Une approche basée sur les traits suppose un lien entre les facteurs environnementaux et les réponses biologiques, permettant de définir des liens de cause à effet (Poff *et al.*, 1997; Pye *et al.*, 2012).

Lorsque les traits bioécologiques sont pris en compte, la perte d'une espèce peut être compensée par la présence d'autres ayant la même fonction ; ainsi, aucun impact sur le

fonctionnement des écosystèmes ne sera relevé. La diversité fonctionnelle renferme également des informations sur les interactions écologiques entre espèces. Le choix des traits et la quantité dépend de l'écosystème considéré. Dans les écosystèmes aquatiques continentaux les organismes sont traditionnellement classés en fonction de leur mode de nutrition (Cummins et Klug, 1979). Les déchetiqueurs, consommateurs de particules organiques grossières, sont affiliés aux ruisseaux de tête de bassin, leur proportion dans les communautés diminue en aval (Vannote *et al.*, 1980). Les variations saisonnières de l'habitat entraînent également un changement de type de nourriture chez certaines espèces (Vannote *et al.*, 1980).

Les zones de dépôt sont caractérisées par la sédimentation de sédiments fins, or des travaux antérieurs nous indiquent que l'apport de sédiments fins peut impacter les communautés d'invertébrés présentes dans le ruisseau en termes de densité, de richesse et de traits (Larsen *et al.*, 2009; Larsen et Ormerod, 2010a; Larsen et Ormerod, 2010b; Larsen *et al.*, 2011). En effet, un apport même modéré de sédiment fin peut engendrer une diminution de 20 % de la richesse taxonomique ou de 30 à 60 % de la densité des invertébrés benthiques (Larsen *et al.*, 2009; Larsen et Ormerod, 2010a). D'après ces auteurs, le sédiment fin réduirait, notamment, les flux et échanges d'oxygène dans les sédiments. L'instabilité et les conditions de vie plus difficiles engendrées par la sédimentation de particules fines modifieraient la composition en traits bioécologiques des communautés macrobenthiques de ruisseau. Ainsi, la diversité de traits bioécologiques diminue avec l'augmentation de la sédimentation (Larsen *et al.*, 2011) et les organismes présents ont un cycle de vie plus court, une petite taille et sont davantage détritivores (Larsen et Ormerod, 2010b).

Par ailleurs, les ruisseaux sont étroitement liés à la végétation riveraine, notamment pour les apports allochtones de matière organique que celle-ci assure (Richardson *et al.*, 2010). Le lien entre la zone riveraine et le ruisseau concerne également des flux de sédiments, de nutriments qui seront plus ou moins importants selon la végétation riveraine présente. La présence d'une végétation arborée sur les rives ralentit le relargage de sédiments en stabilisant les berges (Kreutzweiser et Capell, 2001). Ces différences de flux peuvent influencer la géomorphologie (p. ex. apports de sédiment) et la macrofaune benthique (p. ex. ressources de base différentes).

Cette étude a donc pour but d'identifier l'influence des saisons sur l'assemblage des communautés d'individus dans les zones de dépôt à travers l'étude sur une année (quatre

saisons) de zones de dépôt situées sur deux cours d'eau dont l'âge de la végétation riveraine diffère. Les zones de dépôt ont été décrites sur la base de leurs caractéristiques géomorphologiques, de la composition de la communauté de macroinvertébrés et de l'étude du régime trophique des principaux taxons par analyse des contenus gastriques.

### **III.B. Matériel et méthodes**

#### **III.B.1. Sites d'étude**

Cette étude a été réalisée dans la Montagne Noire. Deux ruisseaux ont été sélectionnés (Lampy et Bergnassonne) dans lesquels cinq zones de dépôt ont été suivies pendant l'année 2011, une étude par saison (Hiver-février, Printemps-Mai, Eté-Août, Automne-Novembre) a été réalisée. La description de ces ruisseaux est donnée dans le **Chapitre II.B.1.b.**

##### *Caractéristiques de l'eau du ruisseau*

A chaque visite sur les sites, le pH, la conductivité, la température et la teneur en oxygène dissous ont été mesurés à l'aide de sondes multi-paramètres (Multi 340i, WTW). La température a également été enregistrée, d'avril à novembre, toutes les trente minutes à l'aide d'enregistreurs placés dans chaque cours d'eau (HOBO Pendant® Temperature data logger).

Des échantillons d'eau filtrée (filtres en microfibre de verre GF/F Whatman) ont été rapportés au laboratoire (dans des bidons en polyéthylène de 500 mL) puis congelées (-20°C) pour traitement ultérieur. La concentration en anions et cations (autres que les phosphates) a été mesurée par analyses sur chaîne à flux continu (chromatographie en phase liquide, Dionex®). La concentration en phosphore total a été mesurée via un analyseur colorimétrique automatique à flux continu, ALPKEM. La concentration en carbone organique dissous a été mesurée par oxydation catalytique à 680°C (DOC analyzer TOC 5000, Shimadzu). Toutes ces analyses ont été réalisées selon les normes AFNOR (Rodier *et al.*, 2009).

#### **III.B.2. Caractéristiques physiques de la zone de dépôt**

Les zones de dépôts étaient des parcelles d'habitat benthiques composés principalement de sédiments fins (généralement des sables) et caractérisés par un courant quasiment nul en dehors des périodes de crues ( $<0,05 \text{ m.s}^{-1}$ ). Cinq zones de dépôt



sélectionnées le long de chaque tronçon de ruisseau ont été identifiées, une marque a été réalisée avec de la peinture sur la rive (troncs d'arbres, rochers) au niveau de chaque zone de dépôt dans le but de retrouver la position de la zone lors de la saison suivante. Seules trois zones ont complètement disparu entre l'hiver et le printemps (2 dans le Lampy et 1 dans le Bergnassonne), dans ce cas des zones de dépôt à proximité ont servi de substituts pour le reste de l'étude. Les zones ont été caractérisées à chaque saison au cours de l'année 2011 à travers l'estimation de l'ouverture de la canopée surplombant chaque zone, leur structure physique (superficie totale, profondeur moyenne de l'eau) et des caractéristiques des sédiments (granulométrie, teneurs en matière organique et en chlorophylle *a*).

### ***III.B.2.a. Description de la zone de dépôt***

#### *Ouverture de la canopée*

L'ouverture de la canopée au-dessus des zones de dépôt a été déterminée une fois en Aout 2011 (**Tableau II.1**) afin d'évaluer les conditions de luminosité sous le couvert forestier. Elle a été quantifiée à partir de photos numériques hémisphériques prises à partir des zones de dépôt à l'aide d'un appareil photo numérique équipé d'un objectif circulaire "fisheye" SIGMA 4,5 mm F2.8 EX DC (Lecerf *et al.*, 2012). Le logiciel Gap Light Analyzer v2 ([http : //www.ecostudies.org/gla/](http://www.ecostudies.org/gla/)) a été utilisé pour évaluer le pourcentage d'ouvertures sur une ouverture d'angle allant de 0 à 45° en partant du zénith. Cette méthode indirecte visant à déterminer la quantité de radiations solaires accessibles est basée sur l'évaluation de la structure de la canopée sus-jacente et donc la quantité de ciel visible par rapport à la quantité de ciel occulté par la végétation (Jarčuška, 2008).

#### *Caractéristiques du substrat de chaque zone de dépôt*

Le sédiment de chaque zone de dépôt a été prélevé par carottage (carottier de 9,2 cm de diamètre), et trois carottes de 7 cm de profondeur ont été prélevées par zone de dépôt et groupées. Le sédiment a ensuite été ramené au labo puis congelé (-20°C).

La granulométrie du sédiment des zones de dépôt est basée sur le volume occupé par chaque fraction et a été réalisée en deux temps. Les sédiments ont été d'abord tamisés sur un tamis de 1 mm de maille et le volume des deux fractions a été quantifié (par mesure du

volume déplacé dans une éprouvette contenant de l'eau). La fraction inférieure à 1 mm a ensuite été analysée à l'aide d'un granulomètre à diffraction laser (MALVERN Master sizer 2000 ou HORIBA LA-920, ISO 13 320). Les résultats, exprimés en pourcentage de volume, ont été donnés pour des classes de taille données pour les sédiments fins par Wentworth (1922) : 0-62,5  $\mu\text{m}$ ="Silt"; 62,5-125  $\mu\text{m}$ ="Très fin" ; 125-250  $\mu\text{m}$ ="Fin" ; 250-500  $\mu\text{m}$ ="Moyen"; 500-1000  $\mu\text{m}$ ="Grossier"; >1000  $\mu\text{m}$ ="Très grossier".

La teneur en matière organique contenue dans le sédiment a été évaluée par perte au feu : 10 à 15 g de sédiment humide ont été placés dans une coupelle en aluminium, puis séchés 48 heures à 60°C et pesés (M1). Ce sédiment a ensuite été calciné pendant 6 heures à 450°C, afin d'éliminer la matière organique de masse M2. Les pesées ont permis de calculer la quantité (en poids sec sans cendres : PSSC) de matière organique de l'échantillon, puis elle est divisée par le volume total de sédiment prélevé pour obtenir une valeur de matière organique sédimentaire en kg PSSC.m<sup>-3</sup>.

La teneur en chlorophylle *a* dans les sédiments a été déterminée à partir d'un échantillon prélevé en surface du substrat. Trois prélèvements de 1 cm de profondeur et 5,5 cm diamètre (couvercle de boîte de pétri ; surface totale échantillonnée : 71,2 cm<sup>2</sup>) ont été prélevés et groupés par zone de dépôt puis les échantillons ont été conservés à -80°C en attendant l'analyse. Par la suite, les échantillons ont été lyophilisés (7 jours). Pour suivre au plus près les recommandations de Rodier *et al.* (2009) les pigments chlorophylliens ont été extraits du sédiment par un bain d'acétone à 90 % (12h, 4°C). Puis l'acétone contenant les pigments a été séparée du sédiment par filtration (filtre GF/D). Le filtrat a été re-filtré sur membrane filtrante (pore de 0,45 $\mu\text{m}$ ) en cellulose avant analyse au spectrophotomètre UV visible (longueurs d'onde : 750, 663, 645 et 630 $\mu\text{m}$ ) (Steinman *et al.*, 2006).

La quantité de matière organique particulaire grossière (MOPG ; diamètre>1mm) à la surface des sédiments est récupérée lors du prélèvement de la faune macrobenthique de chaque zone de dépôt (0,1 m<sup>2</sup>). Elle est ensuite séchée à l'étuve 60°C pendant 4 jours avant d'être pesée pour obtenir le poids sec de MOPG de surface en g.m<sup>-2</sup>.

Les caractéristiques des sédiments (granulométrie, teneurs en matière organique et en chlorophylle *a*) de chaque zone de dépôt ont été déterminées à chaque campagne de terrain.

### ***III.B.2.b. Quantification du dépôt de sédiments fins***

La dynamique sédimentaire au niveau des zones de dépôt a été estimée au travers de la quantification de l'intensité de la sédimentation. Celle-ci a été estimée en mesurant la quantité de sédiments fins (<1mm) déposée dans des pièges placés pendant 15 jours au niveau des zones de dépôt. Ils s'agissaient de boîtes cylindriques de 12 cm de haut et 10 cm de diamètre remplies de sédiment calibré de diamètre supérieur à 2 mm inspirées de la méthode de Welton et Ladle (1979). Les pièges ont été récoltés après 15 jours et ramenés au laboratoire. Les particules déposées ont alors été séparées du gravier artificiel par tamisage sur maille de 1 mm. Une estimation du volume (éprouvette graduée) et du poids (étuve 60°C, 48h) de sédiments déposés a été réalisée. La quantité de matière organique contenue dans le sédiment déposé a été quantifiée par perte au feu (four 450°C, 3h). Enfin la granulométrie du sédiment déposé a été déterminée par granulométrie laser (HORIBA LA-920, ISO 13 320). La quantité de sédiment déposée dans chaque zone de dépôt a été déterminée à chaque campagne de terrain.

### **III.B.3. Communauté de macroinvertébrés benthiques**

#### ***III.B.3.a. Composition taxonomique et structure des communautés***

Sur chaque zone de dépôt, la macrofaune benthique a été prélevée à l'aide d'un troubleau de vide de maille de 500 µm et de 25 cm de largeur tiré sur le fond sur une distance de 40 cm (0,1 m<sup>2</sup>). Seuls les premiers centimètres de sédiment (~5 cm) ont été prélevés puisqu'il a été montré que, dans les ruisseaux, la plus part des taxons se trouvent dans cette strate (Giberson et Hall, 1988). La matière organique a été séparée des particules inorganiques par élutriation (5 rinçages) puis récupérée sur un tamis de maille 500 µm et fixée par congélation (-20°C) jusqu'à analyse.

Au laboratoire, la macrofaune a été triée, déterminée au plus petit niveau taxonomique possible et conservée dans de l'alcool à 70 %.

### III.B.3.b. Etude des traits bioécologiques

A partir des données faunistiques, il a été calculé le profil moyen de traits bioécologiques par assemblage, à l'aide de 10 traits biologiques et écologiques (**Tableau III.1**) exprimés en pourcentage d'affinité par catégorie de trait (Usseglio-Polatera *et al.*, 2000; Tachet *et al.*, 2010). Les traits biologiques reflètent l'histoire de vie du taxon (taille maximale, durée du cycle de vie, nombre de générations par an, type de nourriture, mode d'alimentation). (Usseglio-Polatera *et al.*, 2000; Tachet *et al.*, 2010). Les traits écologiques décrivent les préférences d'habitat du taxon (relation au substrat, microhabitat, degré de trophie, température, courant). Chaque trait est décrit par différentes catégories. La moyenne pondérée (par l'abondance des taxons log-transformée) des profils de traits de chaque communauté a été calculée et exprimée comme la distribution de l'abondance relative de chaque catégorie de trait au sein de chaque assemblage de zone de dépôt (Dolédéc *et al.*, 2000).

**Tableau III.1** Traits biologiques et les catégories associées considérés dans cette étude.

Traits biologiques	Catégories	Traits écologiques	Catégories	
Taille maximale	<0,5 cm	Relation au substrat	Vol	
	0,5-1 cm		Nageur surface	
	1-2 cm		Nageur pleine eau	
	2-4 cm		Rampant	
	>4 cm		Fouisseur	
			Interstitiel	
Durée du cycle de vie	<1 an	Microhabitat	Fixation	
	>1 an		Rochers, galets, cailloux	
Nombre de générations/an	<1		Gravier	
	1		Sable	
	>1		Argile	
			Macrophytes	
Type de nourriture	Microorganismes		Degré de trophie	Microphytes
	Détritus			Brindilles, racines
	Végétaux morts			Litière
	Microphytes vivants			Vase
	Macrophytes vivants	Oligotrophe		
	Animaux morts			Mesotrophe
	Microinvertébrés vivants			Eutrophe
	Macroinvertébrés vivants			
	Mode d'alimentation	Vertébrés		Température
Absorbeur		Thermophile		
		Eurytherme		
Déposivore		Courant	Nul	
Déchiqueteur			Lent	
Racleur			Moyen	
Filtreur			Rapide	
Perceur				
Prédateur				
Parasite				

### ***III.B.3.c. Sélection de taxa d'intérêt dans l'étude du remaniement sédimentaire de surface***

Afin d'étudier l'impact de la macrofaune benthique sur les sédiments des zones de dépôt (**Chapitre IV et Chapitre VI**), une sélection de taxons appelés "remanieurs" a été effectuée sur la base de différents traits. La grande taille (taille maximale >1 cm), le comportement fouisseur et la fréquence d'apparition dans les échantillonnages de zones de dépôt sont les critères qui ont été utilisés. La biomasse moyenne de l'espèce par m<sup>2</sup> est également un facteur de sélection. La biomasse est préférée à la densité puisque le remaniement sédimentaire est en parti corrélé à la taille des organismes remanieurs et notamment au biovolume (Gilbert *et al.*, 2007).

### ***III.B.3.d. Contenus digestifs***

Pour l'étude des interactions trophiques dans les zones de dépôt, une partie des invertébrés correspondant à des taxons d'intérêt n'a pas été placée dans l'alcool. Les taxons sélectionnés présentaient une affinité importante pour les zones de faible courant et une grande taille maximale (>1 cm). Ils ont été choisis pour représenter des modes d'alimentation les plus variés et caractéristiques de la zone de dépôt (Huryn et Wallace, 1987) avec des types de nourritures préférentielles se trouvant dans la zone de dépôt (végétaux morts, végétaux vivants, invertébrés et détritus). Après la détermination effectuée dans de l'eau distillée, ces invertébrés ont été sous-échantillonnés et le contenu gastrique des individus a été observé afin de déterminer la fraction de chaque type de nourriture. Les individus les plus grands de chaque taxon ont été sélectionnés dans chaque échantillonnage et leur nombre ne dépassait pas 5 individus par espèces et par zone de dépôt.

La technique employée pour analyser les contenus digestifs s'inspire de celle utilisée par Dangles (2000) et Felten *et al.* (2008). L'individu a été positionné sur une lame en verre et son tube digestif a été séparé du reste du corps à l'aide de pinces Brussel. Le contenu de la partie antérieure du tube digestif a été monté entre lame et lamelle et examiné sous microscope optique à différents grossissements (X20, X100, X200). La surface approximative relative (en %) représentée par les différentes catégories de nourriture a été estimée à partir de l'analyse de l'intégralité du contenu digestif sur plusieurs champs. Nous avons calculé la fréquence d'apparition (en %) et l'abondance relative en termes de surface (en %) de chaque

catégorie de nourriture dans les tubes digestifs. Cette méthode a été préférée à d'autres (acides gras, fluorescence, isotopes stables) en raison de sa simplicité, sa rapidité et sa précision quant à l'identification des proies chez les prédateurs.

Les catégories de contenus digestifs sont : la matière organique particulaire fine (MOPF), la matière organique particulaire grossière (MOPG), les bryophytes, les algues, les animaux et les particules minérales. La matière organique particulaire grossière se distingue de la matière organique particulaire fine sur des critères morphologiques. En effet, en microscopie optique, les débris de matière organique grossiers présentent une forme aux contours bien définis tandis que les débris de matière organique fins constituent au contraire des amas hétérogènes de fines particules dont les contours sont mal définis. Pour les proies animales, dans la mesure du possible, l'organisme consommé a été identifié et sa fréquence d'apparition dans le contenu de chaque taxon prédateur a été calculée afin de reconstruire une partie des interactions biotiques au sein de la zone de dépôt.

Les huit taxons d'intérêt correspondent à : 3 prédateurs (*Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807), *Hexatoma* sp. et *Odontocerum albicorne* (Scopoli 1763)), 3 déchetueurs (*Sericostoma* sp., *Potamophylax* sp. et *Leutra* sp.) et 2 omnivores (*Ephemera danica* (Müller, 1764) et *Gammarus* sp). Pour des questions de temps et de moyens, seules 8 taxons ont été sélectionnés.

### III.B.4. Statistiques

#### Structure de l'habitat

La granulométrie des sédiments de chaque zone de dépôt a été synthétisée à l'aide d'une ACP en pourcentage centrée. Les scores des deux composantes principales ont ensuite été utilisées comme indicateurs synthétiques de granulométrie.

#### Communautés macrobenthiques

Pour évaluer les changements dans la structure de la communauté entre les saisons plusieurs analyses ont été réalisées. Dans un premier temps, la diversité des invertébrés a été évaluée à travers des facettes complémentaires : la densité totale d'invertébrés benthiques, la

richesse taxonomique raréfiée, l'indice d'équitabilité de Piélou (J') et l'indice de dominance de Simpson (D) (Magurran, 2004). La richesse en Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères (EPT) a également été utilisée comme indicateur de sensibilité au dépôt de sédiments fins (Kreutzweiser *et al.*, 2005; Larsen *et al.*, 2009). La richesse taxonomique a été corrigée pour les différences observables dans l'abondance des invertébrés entre les échantillons en utilisant la méthode de raréfaction (Magurran, 2004).

Dans un second temps, un positionnement multidimensionnel non-métrique (NMDS pour "Non-metric Multidimensional Scaling") a été utilisé pour examiner les possibles différences de composition taxonomique des assemblages entre les échantillons à partir des abondances des taxons après une transformation  $\log(x+1)$ . L'indice de dissimilarité de Bray-Curtis (BC) a été choisi (Legendre et Legendre, 1998). La NMDS est une méthode d'ordination basée sur la distance permettant de représenter les données d'une matrice de proximités entre objets à l'aide de modèles de distances spatiales. Les points sont positionnés dans un espace composé d'un nombre prédéfini de dimensions (ici 2D) choisi a priori, de façon à minimiser le stress (adéquation entre la dissimilarité des assemblages et la distance sur le plan d'ordination). L'ordination est réalisée par itération pour obtenir la meilleure valeur de stress (adéquation si  $< 0,20$ ). La significativité des différences entre les saisons est testée à l'aide d'une analyse de similarité ANOSIM basé sur la matrice de similarité (Clarke, 1993) (999 permutations) et la contribution de chaque taxon dans la dissimilarité entre les saisons a été évaluée à l'aide de l'analyse SIMPER (Clarke, 1993; Clarke et Warwick, 2001).

### Traits bioécologiques

De la même manière que pour la composition faunistique, un positionnement multidimensionnel non-métrique a été réalisé sur les abondances de traits bioécologiques afin d'étudier l'effet de la saison sur la composition en traits des communautés macrobenthiques (dissimilarité de Bray-Curtis). Une analyse de similarité ANOSIM a également été réalisée afin de comparer l'effet des saisons (999 permutations) et la contribution de chaque catégorie de trait dans la dissimilarité entre les saisons a été évaluée à l'aide de l'analyse SIMPER.

Une analyse de variance a ensuite été réalisée pour évaluer l'effet de la saison sur les catégories de traits impliquées dans la dissimilarité entre saisons.

### Contenus digestifs

L'analyse des contenus digestifs a été conduite pour chaque taxon en suivant les mêmes étapes. D'abord, la fréquence d'apparition et l'abondance relative de chacune des catégories de nourriture ou de proies observées dans les contenus digestifs en regroupant les résultats obtenus pour chaque individu échantillonné à la même saison afin d'évaluer la variabilité temporelle. Le potentiel changement ontogénique de régime alimentaire a été étudié à l'aide de tests de corrélation de Pearson entre la taille des individus et l'abondance relative des différentes catégories rencontrées dans les contenus digestifs.

Ensuite, une Analyse en Composantes Principales sur les données d'abondances relatives (%) des différentes catégories de nourritures ou de proies rencontrées dans les tubes digestifs (ACP en % : De Crespin de Billy *et al.*, 2000) a été effectuée. Les échantillons ont été regroupés par saison en calculant le centre de gravité du nuage de points correspondant à une même saison (Thioulouse *et al.*, 1997). Cette méthode nous a ainsi permis d'évaluer l'effet de la saison sur le régime alimentaire du taxon tout en prenant en compte la variabilité inter-individuelle des contenus digestifs. Les coordonnées de chaque contenu sur chacune des composantes principales de l'analyse ont ensuite été utilisées dans des analyses de variances.

Enfin, pour connaître la préférence des prédateurs pour certaines proies, l'indice d'électivité de Jacobs (1974) a été calculé pour chaque type de proies suivant la formule  $D = (r - p) / (r + p - 2rp)$ , où  $r$  est la fraction du contenu digestif occupé par un type de proie et  $p$  est la proportion de ce type de proie dans le milieu. La valeur de cet indice varie de -1 à 1 :  $+0,5 < D < +1$  : forte préférence ;  $+0,25 < D < +0,5$  : préférence modérée ;  $-0,25 < D < +0,25$  : pas de préférence ;  $-0,5 < D < -0,25$  : évitement modéré ;  $-1 < D < -0,5$  : fort évitement. Un test de corrélation de Pearson est également réalisé entre l'abondance des proies dans le milieu et celle dans le contenu digestif des organismes.

### Comparaisons entre les saisons

L'effet de la saison et de l'interaction des facteurs saison et ruisseau sur les caractéristiques de l'habitat, de la communauté d'invertébrés benthiques (taxonomique et traits bioécologiques), des contenus digestifs ont été évalués à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes. La zone de dépôt ou le ruisseau ont été considérés comme des facteurs aléatoires pour tenir compte de la répétition des mesures sur les mêmes individus (=zone de



dépôt) de notre plan d'échantillonnage (5 zones de dépôt étudié par ruisseau, 2 ruisseaux, 4 saisons). En cas de distribution non-normale, un test de Kruskal-Wallis a été effectué pour connaître l'effet du facteur saison sur les variables.

Des tests de Student (paramétriques) ou de Wilcoxon (non-paramétriques) ont été effectués sur les données pour tester les différences entre les saisons deux à deux ( $n=10$ ) et les ruisseaux ( $n=5$ ) au sein des saisons. Une correction de Bonferroni a été appliquée pour corriger le seuil de significativité lors des comparaisons multiples afin de prendre en compte l'augmentation des erreurs de type 1 due à la multiplication des hypothèses testées sur une même population.

Des corrélations de Pearson ont été effectuées pour examiner les relations existantes entre les variables de réponse sélectionnées.

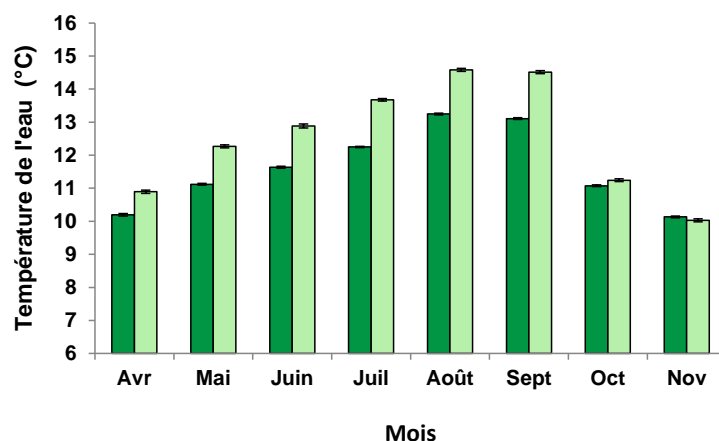
Les statistiques ont été réalisées avec les bibliothèques *base*, *ade4* (Dray et Dufour, 2007), *vegan* (Oksanen *et al.*, 2012) et *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2011) dans le logiciel R (R Development Core Team, 2011).

### III.C. Résultats

#### III.C.1. Les caractéristiques de l'habitat

##### Différences entre les ruisseaux étudiés

La température de l'eau mesurée à chaque saison est plus élevée en été quel que soit le ruisseau (**Tableau III.2** et **Figure III.1**). La température mesurée à chaque date d'échantillonnage du Lampy (site sous canopée fermée) est plus faible que celle du Bergnassonne (site sous canopée ouverte) au printemps, été et automne mais elle est plus élevée en hiver (**Tableau III.2** ; rmq. : pas de mesure en continue en hiver). La température mensuelle moyenne est plus élevée de 0,7 à 1,4°C dans le Bergnassonne d'avril à septembre, ensuite l'écart diminue en octobre (0,2°C), puis en novembre la tendance s'inverse en novembre avec une température mensuelle moyenne de l'eau du Lampy 0,1°C au-dessus de celle du Bergnassonne (**Figure III.1**).



**Figure III.1** Température de l'eau mensuelle moyenne ( $\pm$ erreur standard) d'avril à novembre 2011 pour les ruisseaux du Lampy (vert foncé) et Bergnassonne (vert clair). Pas de mesures en hiver par enregistrement continu.

**Tableau III.2** Dates de prélèvement et caractéristiques de l'eau des ruisseaux à chaque saison ( $n=1$  échantillon par saison) au cours de l'année 2011.

Ruisseau	Lampy				Bergnassonne			
Saison	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Automne
Date	23/02	18/05	22/08	25/11	23/02	18/05	22/08	24/11
pH	7,3	6,9	7,2	7,0	6,6	6,7	7,4	6,9
Température (°C)	7,2	10,9	13,9	6,8	6,7	11,5	16,0	9,5
Conductivité ( $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ )	47,9	48,0	51,0	49,0	35,5	38,0	41,0	46,0
[COD] ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )	2,61	1,56	1,22	1,21	3,41	2,19	0,92	2,21
[Cl] ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )	4,23	4,61	2,36	4,25	4,21	2,78	2,52	4,26
[SO <sub>4</sub> ] ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )	0,56	0,47	0,21	0,23	0,90	0,61	0,45	0,56
[NO <sub>3</sub> ] ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )	2,53	2,18	1,14	1,86	1,08	0,66	0,62	0,64
[Na] ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )	4,27	4,56	2,16	3,99	3,58	2,81	2,01	3,99
[K] ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )	0,74	0,46	0,22	0,56	0,62	0,25	0,20	0,51
[Mg] ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )	1,26	1,44	0,80	1,17	0,89	0,80	0,73	1,09
[Ca] ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )	3,33	2,49	2,66	3,16	2,64	1,56	2,65	3,28
[PO <sub>4</sub> ] ( $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ )	2,25	2,59	0	0,62	6,08	2,55	0	0,24

Le pH de l'eau varie entre les saisons et entre les ruisseaux sans cohérence particulière (**Tableau III.2**). La conductivité varie également entre les saisons, elle est plus élevée en été et automne qu'en hiver et printemps (**Tableau III.2**). Par ailleurs, la conductivité de l'eau est toujours plus importante dans l'eau du Lampy que dans celle du Bergnassonne (**Tableau III.2**). La teneur en carbone organique dissous est plus élevée en hiver et elle est plus élevée dans le Bergnassonne que dans le Lampy (**Tableau III.2**). La teneur en nutriment est globalement plus élevée en hiver qu'en été pour les deux ruisseaux (**Tableau III.2**).

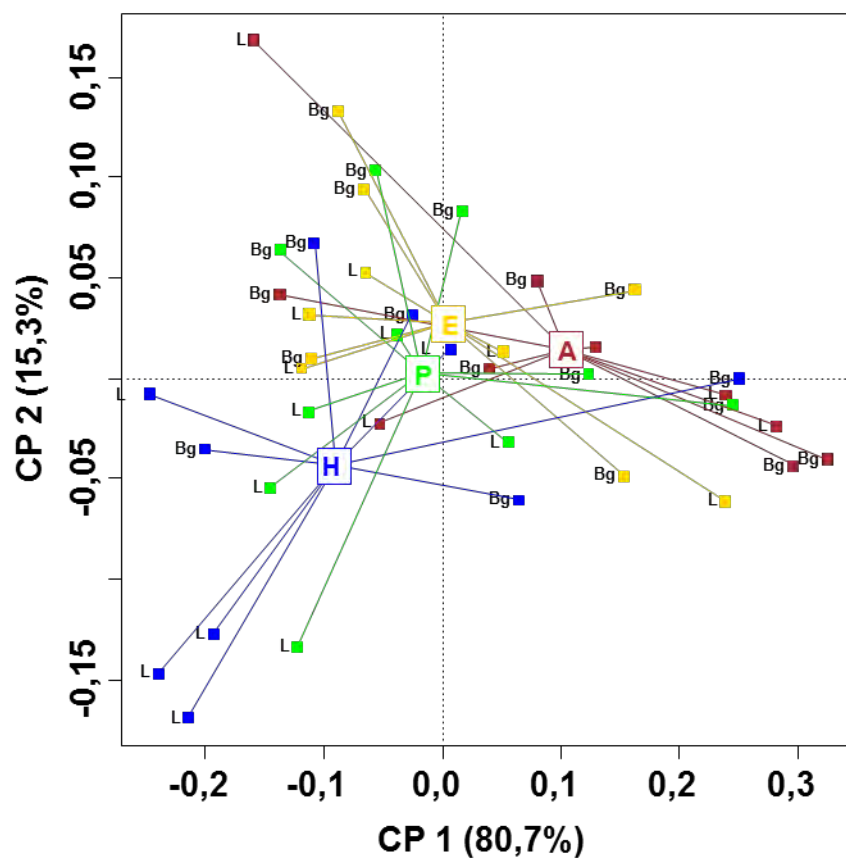
### Paramètres des zones de dépôt sélectionnées

La surface des zones de dépôt étudiées varie de 0,04 à 3,00 m<sup>2</sup> pour le Lampy et de 0,24 à 1,98 m<sup>2</sup> pour le Bergnassonne. La hauteur d'eau moyenne au-dessus des zones de dépôt varie de 0,1 à 0,5 m pour le Lampy et de 0,1 à 0,2 m pour le Bergnassonne.

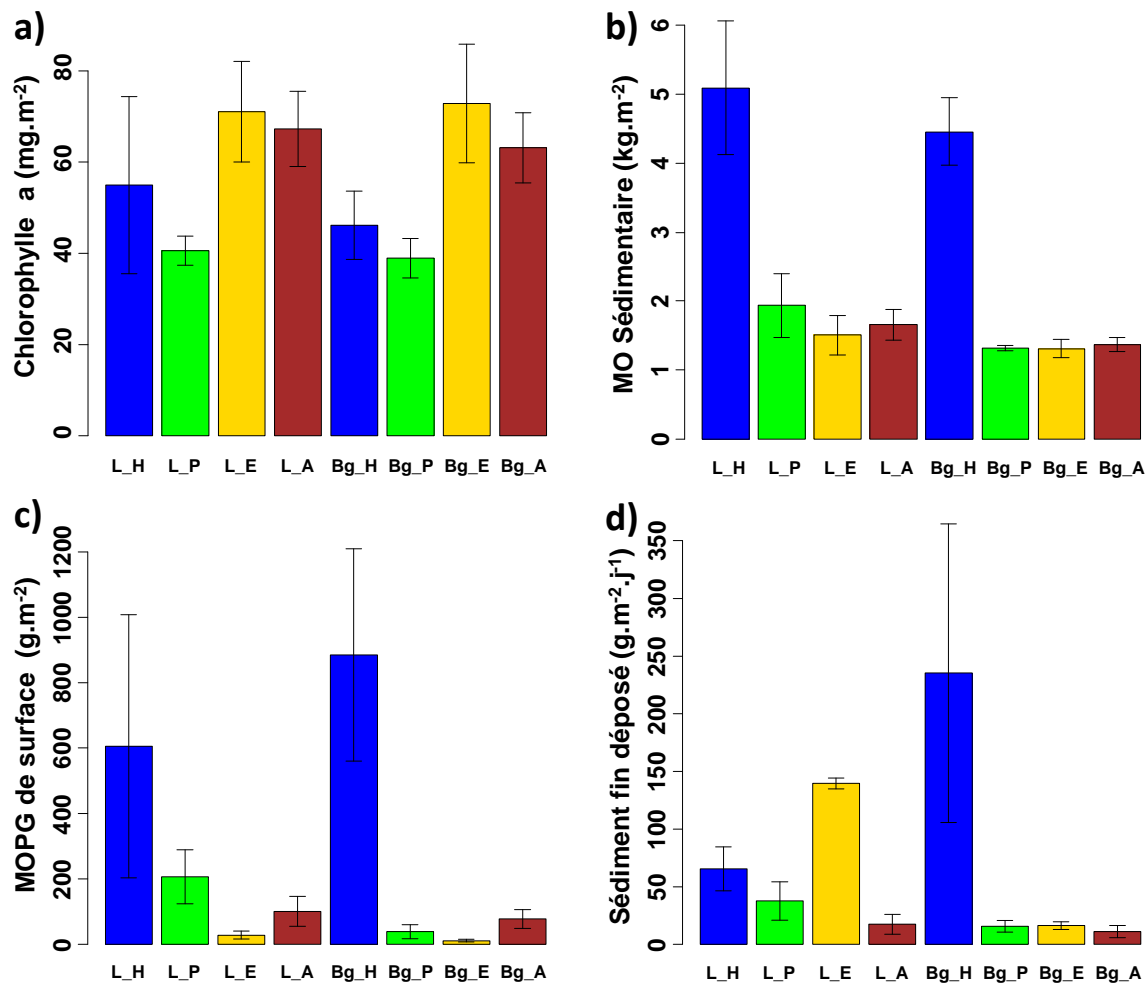
La granulométrie du sédiment des zones de dépôt, donnée dans le **Tableau III.3**, et synthétisée dans une analyse en composante principale (**Figure III.2**) concentrant 96 % de la variabilité, présente des différences significatives entre l'hiver et l'automne sur la composante principale 1 (test de Student,  $p=0,037$ ). Le sédiment étant plus fin en hiver et plus grossier en automne.

**Tableau III.3** Granulométrie moyenne ( $\pm$ erreur standard) des sédiments prélevés dans les zones de dépôt ( $n=5$ ) des ruisseaux Lampy et Bergnassonne à quatre saisons d'échantillonnage (2011). Les sédiments sont répartis entre 5 classes de taille et sont exprimées en % de volume total.

Granulométrie	Lampy				Bergnassonne			
	Hiver	Printemps	Été	Automne	Hiver	Printemps	Été	Automne
<63 $\mu\text{m}$	12,0 $\pm$ 4,9	7,2 $\pm$ 2,5	5,2 $\pm$ 0,9	5,0 $\pm$ 0,6	8,3 $\pm$ 3,5	3,7 $\pm$ 1,4	4,8 $\pm$ 1,4	5,8 $\pm$ 1,7
63 - 125 $\mu\text{m}$	9,3 $\pm$ 4,1	4,9 $\pm$ 2,1	4,1 $\pm$ 0,9	3,1 $\pm$ 0,7	5,5 $\pm$ 3,6	2,8 $\pm$ 0,7	4,3 $\pm$ 1,3	2,7 $\pm$ 0,8
125 - 250 $\mu\text{m}$	12,5 $\pm$ 4,2	10,2 $\pm$ 3,4	6,5 $\pm$ 1,3	4,7 $\pm$ 2,5	8,6 $\pm$ 3,6	5,1 $\pm$ 1,7	5,3 $\pm$ 1,9	4,6 $\pm$ 1,6
250 - 500 $\mu\text{m}$	21,1 $\pm$ 5,5	22,5 $\pm$ 2,9	19,4 $\pm$ 5,1	14,4 $\pm$ 6,7	21,3 $\pm$ 0,5	18,6 $\pm$ 5,4	16,3 $\pm$ 2,6	14,4 $\pm$ 5,1
500 - 1000 $\mu\text{m}$	20,5 $\pm$ 4,6	20,2 $\pm$ 4,2	22,9 $\pm$ 6,9	23,1 $\pm$ 11,0	26,5 $\pm$ 6,1	24,9 $\pm$ 6,5	26,6 $\pm$ 8,2	20,3 $\pm$ 7,4
>1000 $\mu\text{m}$	24,6 $\pm$ 10,0	35,1 $\pm$ 7,6	41,9 $\pm$ 13,1	49,7 $\pm$ 16,4	29,8 $\pm$ 4,2	44,9 $\pm$ 11,8	42,8 $\pm$ 10,8	52,3 $\pm$ 15,2



**Figure III.2** Résultat de l'ACP centrée conduite sur la granulométrie du sédiment des zones de dépôt. Distribution des échantillons (points) dans le plan CP 1 X CP 2. La position des échantillonnages pour les saisons hiver (H), printemps (P), été (E) et automne (A) est signifiée par des points bleus, verts, oranges et rouges respectivement. La position moyenne des échantillonnages pour chaque saison (centre de gravité) est représentée par un carré coloré (fonction de la saison considérée) relié par des lignes de même couleur à chacun des échantillons de la saison.



**Figure III.3** Caractéristiques des zones de dépôt a) teneur en chlorophylle *a* du sédiment ( $\text{mg.m}^{-2}$ ), b) teneur en matière organique contenue dans les sédiments ( $\text{kg PSSC.m}^{-2}$ ) c) quantité de matière organique particulaire grossière (MOPG) à la surface des sédiments ( $\text{g PS.m}^{-2}$ ) et d) quantité de sédiment déposé à la surface des sédiments. La moyenne et l'erreur standard des mesures est représentée pour chaque ruisseau (L : Lamy et Bg : Bergnassonne) à chaque saison : hiver (H, bleu), printemps (P, vert), été (E, jaune) et automne (A, rouge).

La teneur en chlorophylle *a* du sédiment, la teneur en matière organique du sédiment, la quantité de matière organique particulaire en surface des sédiments ainsi que la sédimentation présentent des différences significatives en fonction de la saison (**Tableau III.4, Figure III.3**). La quantité de chlorophylle *a* est significativement inférieure au printemps par rapport à l'été (**Figure III.3.a** ; test de Student,  $p=0,013$ ).

La teneur en matière organique contenue dans le sédiment est presque 3 fois supérieure en hiver que durant les autres saisons (**Figure III.3.b** ; test de Student,  $p<0,0001$ ).

La quantité de matière organique particulaire grossière déposée à la surface des sédiments est plus de 20 fois supérieure en hiver que durant l'été (**Figure III.3.c** ; test de Student,  $p=0,0008$ ).

Le dépôt de sédiment, quant à lui, présente une interaction entre l'effet des saisons et des ruisseaux, dans le Bergnassonne la sédimentation mesurée en hiver est significativement supérieure à celle mesurée au cours des autres saisons (**Figure III.3.d** ; test de Student,  $p<0,05$ ), alors que dans le Lampy la sédimentation en été est significativement supérieure à celle mesurée en automne (**Figure III.3.d** ; test de Student,  $p=0,002$ ).

Le ruisseau considéré n'a pas d'effet significatif sur la teneur en chlorophylle *a* et en matière organique du sédiment, ni sur la quantité de matière organique particulaire en surface du sédiment des zones de dépôt, quelle que soit la saison considérée (test de Student,  $p>0,05$ ).

**Tableau III.4** Résultats des analyses de variance en fonction du facteur saison et interaction entre les facteurs saison et ruisseau pour les variables descriptives de l'habitat physique et chimique des zones de dépôt étudiées : la granulométrie du sédiment (principales composantes 1 et 2 de l'ACP), la quantité de matière organique dans le sédiment et à la surface du sédiment, teneur en chlorophylle *a* du sédiment et dépôt de sédiment. Pour chaque analyse, le nombre de zones étudiées (*n*), le nombre de degrés de liberté (ddl), la statistique (*F*), la significativité de la statistique (*p*) et la transformation utilisée sont donnés.

LME	Granulométrie		Matière organique		Chlorophylle <i>a</i>	Dépôt
	PC1	PC2	Sédiment	Surface		
<b>Saison</b>						
<i>n</i>	40	40	40	40	40	36
<i>ddl</i>	27	27	27	27	27	20
<i>F</i>	4,657	2,267	27,850	6,361	5,141	13,395
<i>p</i>	0,0095 **	0,1034	<0,0001 ***	0,0021 **	0,0061 **	0,0001 ***
<b>Saison:Ruisseau</b>						
<i>n</i>	40	40	40	40	40	36
<i>ddl</i>	24	24	24	24	24	20
<i>F</i>	1,162	1,858	0,461	1,826	0,0251	4,670
<i>p</i>	0,3446	0,1636	0,7124	0,1694	0,9945	0,0125 *
<b>Transformation</b>	log1p (x)	non	1/x	log(x)	√x	log(x)
Significativité : *<0,05, **<0,01, ***<0,001						

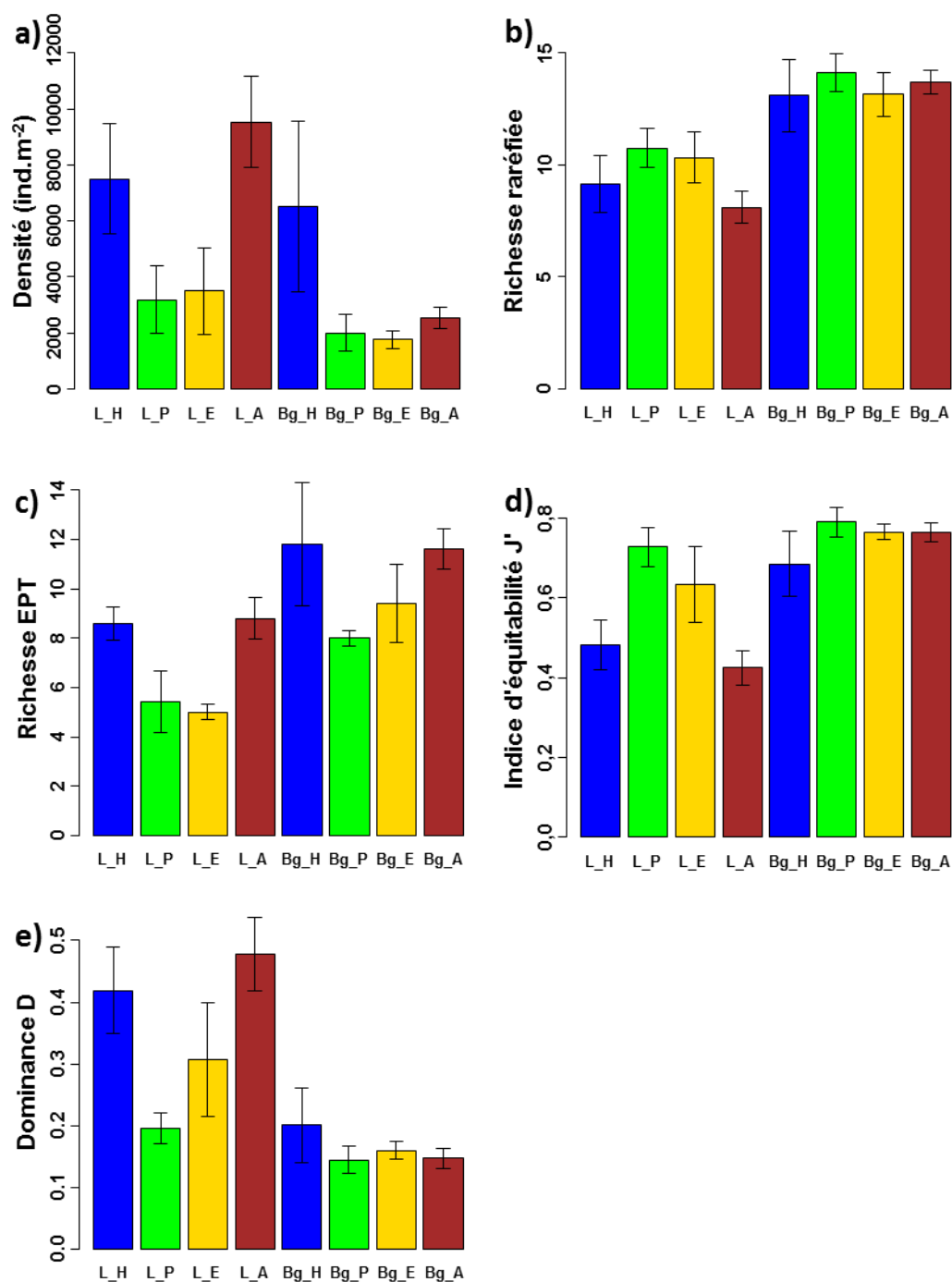
### III.C.2. La communauté macrobenthique

#### III.C.2.a. Variations de communautés macrobenthiques

Les communautés macrobenthiques des zones de dépôt étudiées présentent des densités d'organismes différents en fonction de la saison considérée (**Figure III.4.a, Tableau III.5**). La richesse raréfiée des communautés ne diffère pas entre les saisons (**Figure III.4.b, Tableau III.5**). En revanche, la richesse raréfiée varie entre les ruisseaux, elle est significativement plus importante dans le Bergnassonne en automne (test de Student,  $p=0,0194$ ) et présente la même tendance pour les autres saisons sans, toutefois, que la différence ne soit significative. L'indice de richesse EPT varie en fonction de la saison (**Figure III.4.c, Tableau III.5**) avec une tendance à être plus importante en hiver et automne qu'en été et printemps (test de Student,  $p>0,05$ ). L'indice d'équitabilité varie en fonction de la saison (**Figure III.4.d, Tableau III.5**) notamment pour le ruisseau Lamy qui présente une équitabilité plus faible en automne qu'au printemps (test de Student,  $p=0,0318$ ). L'équitabilité semble être plus faible dans le Lamy que dans le Bergnassonne même si la différence n'est significative uniquement pour l'automne (test de Student,  $p=0,0086$  sinon  $p>0,05$ ). L'indice de dominance (D) ne diffère pas entre les saisons (**Figure III.4.e, Tableau III.5**) mais présente une différence significative entre le Lamy et le Bergnassonne. La dominance est plus importante dans le Lamy même si la différence n'est significative qu'en automne (test de Student,  $p=0,0076$  sinon  $p>0,05$ ).

**Tableau III.5** Résultats des analyses de variance en fonction des facteurs saison, ruisseau et interaction entre saison et ruisseau pour les variables descriptives de la communauté macrobenthique des zones de dépôt étudiées ( $n=40$ ) : la densité totale d'organismes, la richesse raréfiée, la richesse en éphéméroptères, trichoptères et plécoptères (EPT), l'équitabilité J' et l'indice de Simpson D. Pour chaque analyse, le nombre de zones étudiées, le nombre de degrés de liberté (ddl), la statistique (F), la significativité de la statistique (p) et la transformation utilisée sont donnés.

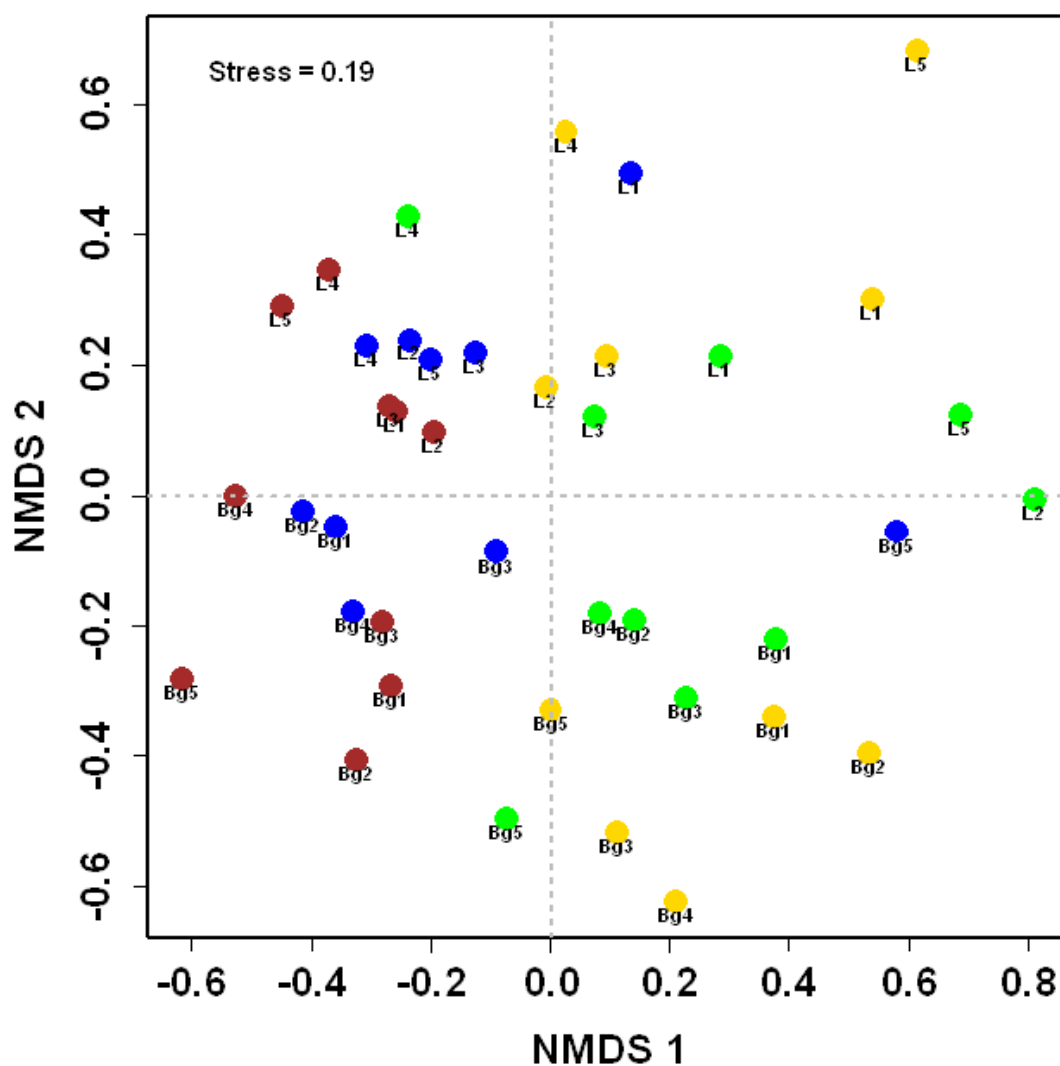
	Densité totale	Richesse raréfiée	EPT richesse	Equitabilité J'	Dominance D
<b>Saison</b>					
ddl	27	27	27	27	27
F	4,465	0,92	5,887	3,908	2,143
p	0,0114 *	0,4446	0,0032 *	0,0194 *	0,118
<b>Ruisseau</b>					
ddl	8	8	8	8	28,407
F	6,531	26,194	9,613	18,796	0,0007
p	0,0339 *	0,0009 ***	0,0147 *	0,0025 **	0,0003 ***
<b>Saison :Ruisseau</b>					
ddl	24	24	24	24	8
F	1,424	0,662	0,246	1,884	27,54
p	0,2603	0,5833	0,8633	0,1593	0,0008 ***
<b>Transformation</b>	$\sqrt{x}$	non	non	$\arcsin(x)$	$1/(x)$
Significativité : * $<0,05$ , ** $<0,01$ , *** $<0,001$					



**Figure III.4** Indices de diversité de la macrofaune benthique obtenus à partir d'échantillons ( $n=5$ ) réalisés dans deux ruisseaux et pour quatre saisons. Moyenne et erreur standard pour chaque ruisseau Lampy (L) et Bergnassonne (Bg) et pour chaque saison hiver (H), printemps (P), été (E) et automne (A).



La composition faunistique des communautés macrobenthiques des zones de dépôt diffère entre les saisons et entre les ruisseaux. En effet, l'étude de distance faunistique entre les communautés macrobenthiques de toutes les zones de dépôt à chaque saison (**Figure III.5**) révèle une répartition hétérogène des échantillons. L'analyse de similarité ANOSIM confirme une forte variabilité saisonnière ( $R=0,413$ ,  $p=0,001$ ) et entre ruisseaux (ANOSIM ;  $R=0,559$  et  $p=0,001$ ). De plus, l'observation de la disposition des communautés sur les deux axes de la NMDS montrent une séparation en deux groupes de saisons hiver et automne d'un côté et printemps et été de l'autre.



**Figure III.5** Structure taxonomique des communautés d'invertébrés benthiques provenant des zones de dépôt suivies au cours des saisons évaluée à travers un positionnement multidimensionnel on-métrique basé sur l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis (2D-stress=0,19). Les points représentent les 5 zones de dépôt échantillonnées dans les ruisseaux Lampy (L1 à L5) et Bergnassonne (B1 à B5) au cours de quatre dates d'échantillonnage (2011) correspondant aux saisons : Hiver (Bleu), Printemps (Vert), Eté (Jaune) et Automne (Orange).

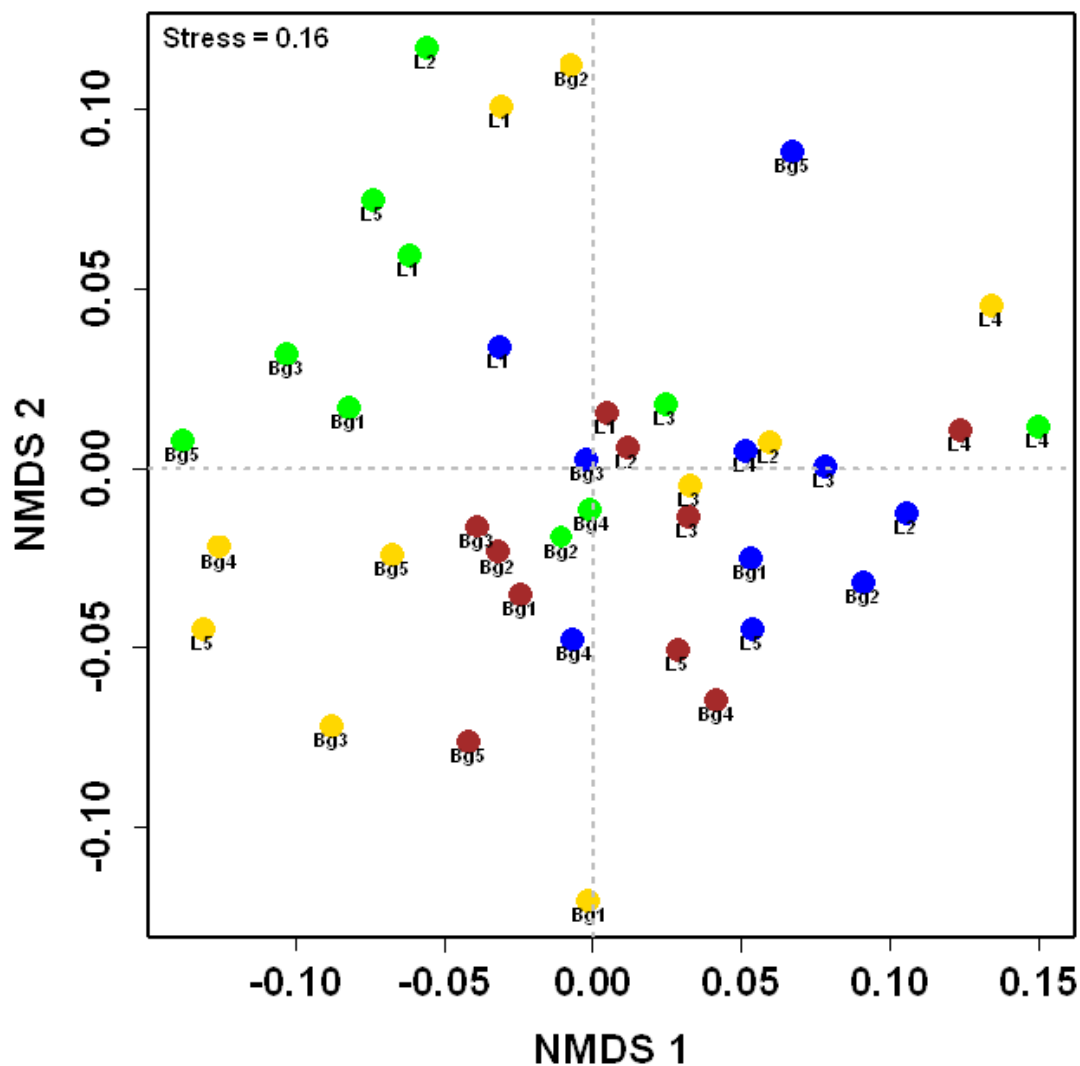
**Tableau III.6** Contribution (en %) des taxons principaux (contribution > 3 %) à la dissimilarité moyenne totale ( $BC_{diss}$ ) entre communauté prélevées au cours de quatre échantillonnages correspondants aux saisons : Hiver (H), Printemps (P), Été (E) et Automne (A). Données obtenues par analyse SIMPER.

Taxon supérieur	Taxon	H vs P	H vs E	H vs A	P vs E	A vs P	A vs E
Coleoptera	Elmis	-	-	-	3,3	-	-
Decapoda	<i>Gammarus</i>	3,9	-	4,6	4,4	4,7	4,1
Diptera	Ceratopogoninae	3,7	3,7	3,9	-	-	-
	Chironomini	5,2	5,5	5,0	3,5	3,5	3,2
	<i>Hexatoma</i>	-	-	3,9	-	-	-
	Orthoclaadiinae	3,1	4,0	-	3,3	3,4	4,1
	Tanypodinae	4,1	5,3	3,6	5,2	-	4,3
	Tanytarsini	6,7	5,5	4,3	4,8	6,1	4,8
Ephemeroptera	<i>Baetis</i>	-	-	3,5	-	4,8	3,9
	<i>Ephemerella</i>	4,7	-	-	5,9	5,1	-
	<i>Habroleptoides</i>	-	-	3,2	-	3,5	3,3
	<i>Habrophlebia</i>	3,1	-	4,2	3,2	3,9	3,9
Oligochaeta	Oligochaeta	-	-	-	-	4,1	3,1
Plecoptera	<i>Leuctra</i>	4,0	3,4	-	-	4,4	3,7
	Leuctridae	-	5,4	-	6,0	-	5,8
	<i>Nemoura</i>	-	-	3,2	-	3,9	3,8
	Nemouridae	-	3,9	-	4,7	-	4,1
Trichoptera	<i>Odontocerum</i>	-	-	-	3,3	3,2	3,5
	<i>Potamophylax</i>	3,6	-	-	4,6	3,5	3,7
	<i>Sericostoma</i>	-	3,5	3,3	4,1	-	3,5
BC <sub>diss</sub> moyen		53,60	55,31	45,35	55,14	55,72	58,35

Les taxons responsables de la discrimination entre les saisons sont identifiés à l'aide de leurs contributions à la dissimilarité moyenne selon l'analyse SIMPER (**Tableau III.6**). On trouve de nombreux taxons avec une dominance des diptères. Les taxons qui discriminent fortement les saisons hiver avec le printemps ( $BC_{diss}=53,6$ ) ou l'été ( $BC_{diss}=55,3$ ) sont de petites tailles comme les diptères (Ceratopogoninae, Chironomini, Orthoclaadiinae, Tanypodinae et Tanytarsini) qui totalisent plus de 20 % de la dissimilarité entre l'hiver et les autres saisons. Les autres taxons participant à ces dissimilarités sont les plécoptères (Leuctridae et Nemouridae), *Ephemerella* et *Gammarus*. La plus faible dissimilarité est observée entre l'hiver et l'automne ( $BC_{diss}=45,4$ ) les trois espèces contribuant le plus à cette dissimilarité sont *Gammarus* et les diptères Chironomini et Tanytarsini. L'automne est plus

fortement discriminé des saisons printemps ( $BC_{diss}=55.7$ ) et été ( $BC_{diss}=58.4$ ). En effet, de nombreux et divers taxons participent à la distinction entre le printemps et ces deux saisons (Tableau III.6).

### III.C.2.b. Variation de la diversité fonctionnelle



**Figure III.6** Structure fonctionnelle des communautés d'invertébrés benthiques provenant des zones de dépôt suivies au cours des saisons évaluée à travers un positionnement multidimensionnel non-métrique basé sur l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis (2D-stress=0,16) pour les traits bioécologiques. Les points représentent les 5 zones de dépôt échantillonnées dans les ruisseaux Lampy (L1 à L5) et Bergnassonne (B1 à B5) au cours de quatre dates d'échantillonnage (2011) correspondant aux saisons : Hiver (Bleu), Printemps (Vert), Été (Jaune) et Automne (Orange).

La composition en traits bioécologiques des communautés macrobenthiques des zones de dépôt diffère peu entre les saisons. En effet, le positionnement multidimensionnel basé sur les traits bioécologiques entre les assemblages macrobenthiques échantillonnés (**Figure III.6**) révèle une répartition hétérogène des assemblages au sein de chaque saison. Les communautés de printemps et d'été sont particulièrement dispersées sur le plan d'ordination. De plus, l'analyse de similarité ANOSIM entre les saisons montre de faibles différences entre les saisons ( $R=0,203$ ,  $p=0,001$ ) et entre les ruisseaux (ANOSIM ;  $R=0,237$  et  $p=0,001$ ).

**Tableau III.7** Contribution (en %) des catégories de traits bioécologiques principaux (contribution > 3 %) à la dissimilarité moyenne totale ( $BC_{diss}$ ) entre communauté prélevées au cours de quatre échantillonnages correspondants aux saisons : Hiver (H), Printemps (P), Été (E) et Automne (A). Données obtenues par analyse SIMPER.

Trait	Catégorie	H - P	H-E	H-A	P-E	P-A	E-A
Taille	<0,5 cm	4.91	-	-	3.71	5.34	-
	0,5-1 cm	-	3.62	3.53	3.69	3.70	3.71
	1-2 cm	-	-	3.57	-	-	3.05
Durée du cycle de vie	<1 an	-	3.88	3.13	3.24	-	3.95
	>1 an	-	3.88	3.13	3.24	-	3.95
Nombre de générations /an	1	4.54	3.47	3.94	4.35	4.57	3.79
	>1	4.61	4.81	4.26	4.92	5.12	5.24
Type de nourriture	microphytes vivants	3.32	-	3.04	-	-	-
Mode d'alimentation	déchiqueteur	-	4.50	3.59	3.31	-	3.37
	racleur	3.89	3.33	3.95	3.08	3.07	-
	prédateur	-	4.17	3.59	3.62	-	3.62
Relation au substrat	nageur pleine eau	-	-	-	-	-	-
	rampant	4.93	4.16	4.94	3.97	3.72	3.86
	fouisseur	3.02	-	3.77	-	-	-
Degré de trophie	oligotrophe	3.18	4.42	-	3.34	3.16	4.51
Courant	nul	3.92	-	3.36	-	-	-
	$BC_{diss}$	10,08	10,20	7.94	10,56	9.65	9.64

Par ailleurs, l'analyse SIMPER (**Tableau III.7**) révèle de faibles dissimilarités entre les saisons ( $BC_{diss}$  de 7,94 à 10,56) par rapport à l'analyse sur les compositions taxonomiques. Les catégories de trait responsables de la discrimination entre les saisons sont redondantes entre les couples de saisons. La saison n'a pas d'effet significatif sur toutes ces catégories et les différences significatives entre les couples de saisons sont moins nombreuses encore (**Tableau III.8**). Ainsi les communautés d'hiver diffèrent significativement de celles de

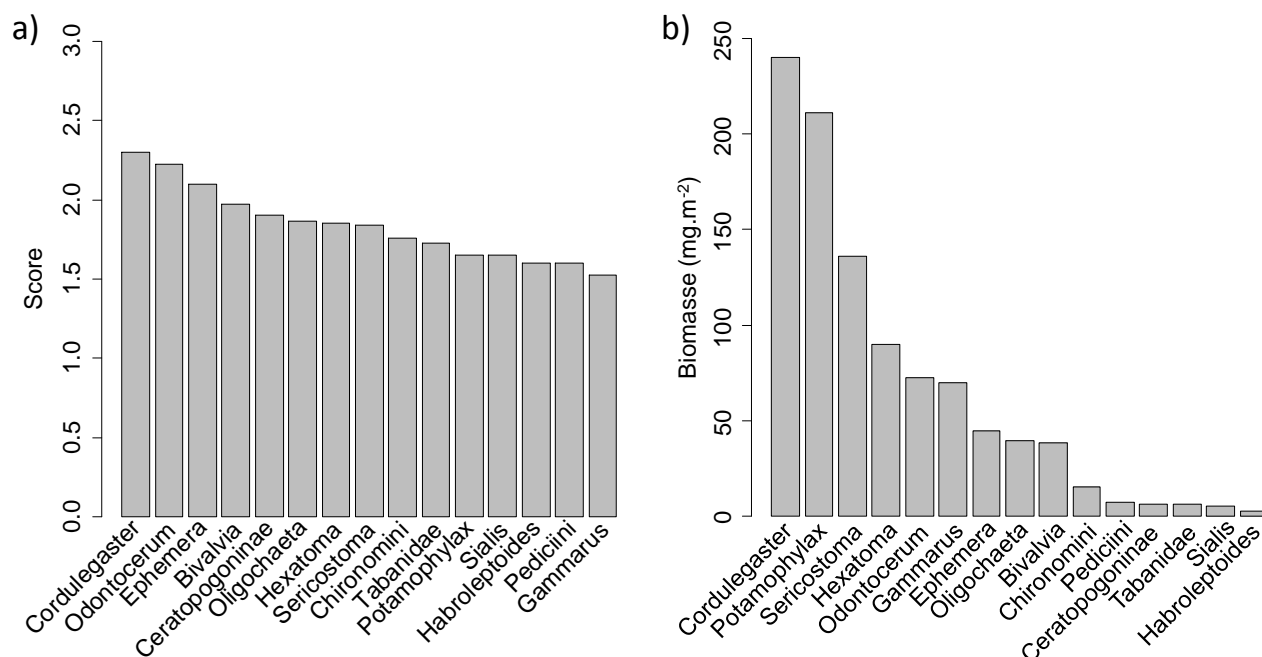
printemps pour la taille maximale inférieure à 0,5 cm qui est plus fréquente au printemps qu'en hiver, et pour l'affiliation à un courant nul qui est plus fréquente en hiver qu'au printemps (**Tableau III.8**). Les communautés d'hiver diffèrent significativement de celles d'été pour les déchetiqueurs qui sont plus fréquents en été qu'en hiver et pour l'affiliation à un milieu oligotrophe qui est plus fréquente en été qu'en hiver (**Tableau III.8**). Les communautés d'hiver diffèrent significativement de celles d'automne pour le comportement de fouissage qui est plus fréquent en hiver qu'en automne (**Tableau III.8**). Les communautés de printemps diffèrent significativement de celles d'automne pour la taille maximale inférieure à 0,5 cm qui est plus fréquente au printemps qu'en automne (**Tableau III.8**). Enfin, les communautés d'été diffèrent significativement de celles d'automne pour le comportement de nage en pleine eau qui sont plus fréquents en automne qu'en été et pour l'affiliation à un milieu oligotrophe qui est plus fréquente en été qu'en automne (**Tableau III.8**).

**Tableau III.8** Effet de la saison sur la composition en traits bioécologiques des communautés macrobenthiques de zones de dépôt, significativité de la différence entre les saisons des analyses de variance (LME) en fonction du facteur saison et intersection entre les facteurs saison et ruisseau pour les catégories de traits impliqués dans la différence entre saisons et significativité de la différence entre chaque saison des analyses de variance (Test de Student). Significativité : NS : non significatif, \* : <0,05, \*\* : <0,01, \*\*\* : <0,001. Fréquence de catégorie plus élevée dans le deuxième ruisseau du couple testé : ↑, fréquence de catégorie moins élevée dans le deuxième ruisseau : ↓.

Trait	Catégorie	LME		Test de Student					
		Saison	Saison x Ruisseau	H-P	H-E	H-A	P-E	P-A	E-A
Taille	<0,5 cm	**	NS	* ↑	NS	NS	NS	** ↓	NS
	0,5-1 cm	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	1-2 cm	*	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Durée du cycle de vie	<1 an	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	>1 an	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Nombre de générations /an	1	**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	>1	*	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Type de nourriture	microphytes vivants	NS	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Mode d'alimentation	déchetiqueur	**	NS	NS	** ↑	NS	NS	NS	NS
	racleur	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	prédateur	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Relation au substrat	nageur pleine eau	**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	** ↑
	rampant	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	fouisseur	**	NS	NS	NS	* ↓	NS	NS	NS
Degré de trophie	oligotrophe	**	NS	NS	** ↑	NS	NS	NS	** ↓
Courant	nul	**	NS	** ↓	NS	NS	NS	NS	NS

### III.C.2.c. Sélection de taxa d'intérêt dans l'étude du remaniement sédimentaire de surface

Les taxa qui répondent le mieux aux critères de sélection proposés pour les organismes remanieurs de la zone de dépôt (**Figure III.7**) sont les larves de *Cordulegaster*, *Potamophylax*, *Sericostoma*, *Hexatoma*, *Odontocerum*, *Gammarus* et *Ephemera* ainsi que les oligochètes et bivalves.



**Figure III.7** Choix des taxons représentatifs de la zone de dépôt ayant des capacités de bioturbation a) Score sur 3 obtenu par addition de 3 fréquences de traits : taille maximale > 1 cm, comportement fouisseur et fréquence d'apparition dans les échantillonnages de zones de dépôt (n=40), b) Biomasse totale moyenne par m<sup>2</sup> estimée à partir des densités moyennes obtenues lors des échantillonnages (n=40) et d'une masse moyenne par taxon obtenue pour 10 individus.

### III.C.2.d. Relations trophiques au sein des zones de dépôt

Les taxons sélectionnées pour l'analyse du contenu digestif présentent une fréquence d'apparition dans les échantillons de zone de dépôt supérieur ou égal à 30 %, une densité d'individus, lorsque le taxon est présent, supérieur à 20 ind.m<sup>-2</sup> (**Tableau III.9**).

Le nombre d'individus disséqués de chacun des taxons sélectionnés varie en fonction des saisons en fonction de l'abondance de l'espèce dans le prélèvement effectué dans chacune des zones de dépôt (**Tableau III.10**). Ce nombre varie également en fonction du taxon.

Cordulegaster et Ephemera présentent un nombre réduit d'individus étudiés (21 ind) du fait de leur faible abondance dans le milieu pour Cordulegaster (**Tableau III.10**) et de la présence d'Ephemera dans un seul des deux cours d'eau en plus d'une abondance faible (**Tableau III.10**).

**Tableau III.9** Caractéristiques des taxons sélectionnés pour l'analyse de contenus digestifs. Fréquence d'apparition dans les échantillons, densité moyenne lorsque l'espèce est présente Le type de nourriture et le mode de nutrition rentrent également en compte dans le choix des taxons sélectionnés.

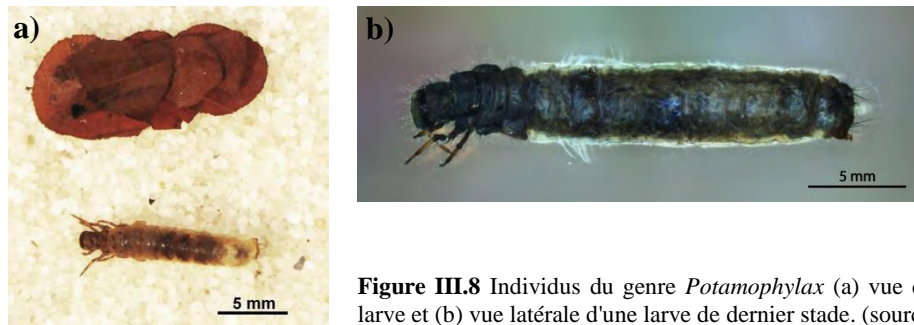
Taxon	Fréquence d'apparition dans les échantillons	Densité moyenne si présent (ind.m <sup>-2</sup> )	Types de nourriture dominants	Mode de nutrition
<i>Potamophylax</i>	0,65	130,0	Végétaux morts	Déchiqueteur
<i>Leuctra</i>	0,68	100,0	Végétaux vivants	Déchiqueteur
<i>Sericostoma</i>	0,68	101,9	Végétaux morts/ Végétaux vivants	Déchiqueteur
<i>Gammarus</i>	0,53	301,9	Végétaux morts/ Végétaux vivants/ Invertébrés	Déchiqueteur
<i>Ephemera</i>	0,30	33,3	Détritus/ Végétaux morts/ Invertébrés	Filtreur/ Déchiqueteur
<i>Odontocerum</i>	0,83	79,4	Invertébrés/ Végétaux vivants	Prédateur/ Déchiqueteur
<i>Hexatoma</i>	0,80	56,6	Invertébrés	Prédateur
<i>Cordulegaster</i>	0,50	24,0	Invertébrés	Prédateur

**Tableau III.10** Nombre et (*longueur moyenne*) des individus de chaque taxon dont le contenu a été analysé pour chaque saison d'échantillonnage (hiver, printemps, été et automne)

Taxon	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Total
<i>Potamophylax</i>	<b>27</b> (10 mm)	<b>28</b> (14 mm)	<b>6</b> (17 mm)	<b>30</b> (8 mm)	<b>91</b>
<i>Leuctra</i>	<b>41</b> (6 mm)	<b>5</b> (5 mm)	<b>17</b> (6 mm)	<b>35</b> (5 mm)	<b>98</b>
<i>Sericostoma</i>	<b>15</b> (13 mm)	<b>18</b> (8 mm)	<b>17</b> (9 mm)	<b>12</b> (10 mm)	<b>62</b>
<i>Gammarus</i>	<b>23</b> (5 mm)	<b>15</b> (8 mm)	<b>17</b> (4 mm)	<b>21</b> (8 mm)	<b>76</b>
<i>Ephemera</i>	<b>9</b> (12 mm)	<b>7</b> (26 mm)	<b>4</b> (22 mm)	<b>1</b> (6 mm)	<b>21</b>
<i>Odontocerum</i>	<b>18</b> (12 mm)	<b>26</b> (11 mm)	<b>18</b> (9 mm)	<b>16</b> (9 mm)	<b>78</b>
<i>Hexatoma</i>	<b>29</b> (19 mm)	<b>19</b> (18 mm)	<b>22</b> (20 mm)	<b>4</b> (24 mm)	<b>73</b>
<i>Cordulegaster</i>	<b>8</b> (15 mm)	<b>2</b> (10 mm)	<b>5</b> (17 mm)	<b>6</b> (22 mm)	<b>21</b>

### III.C.2.d.i. Consommateurs primaires

#### Potamophylax

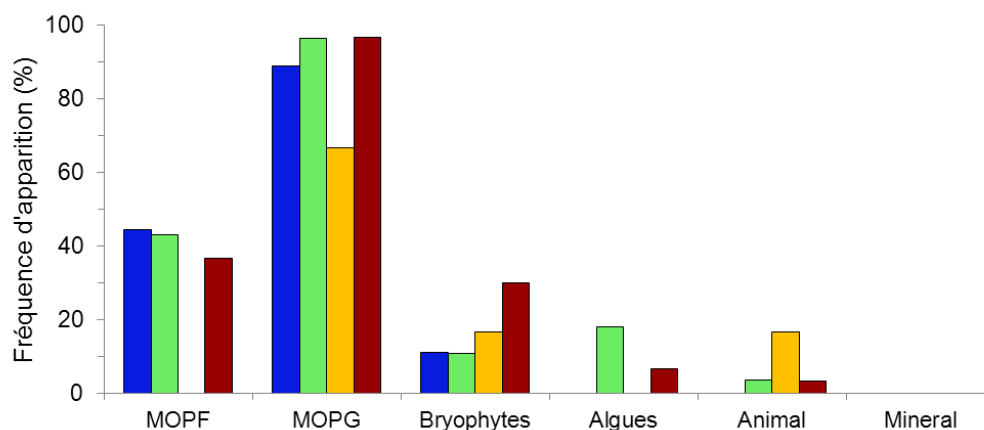


**Figure III.8** Individus du genre *Potamophylax* (a) vue dorsale et fourreau d'une jeune larve et (b) vue latérale d'une larve de dernier stade. (source E. Monoury)

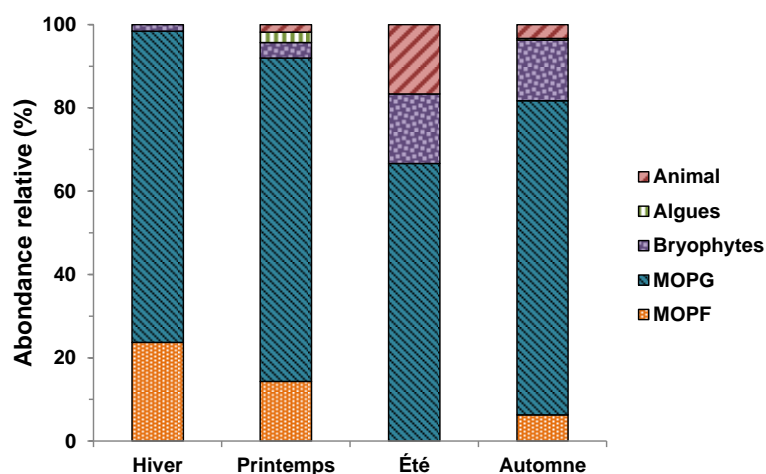
*Potamophylax* consomme principalement de la matière organique particulière grossière (MOPG) tout en exploitant une grande variété de nourriture. En effet, la MOPG apparaît plus fréquemment dans les contenus que les autres catégories (**Figure III.9**) et en plus grande abondance relative moyenne (~70 %) (**Figure III.10**) quelle que soit la saison. La matière organique particulière fine (MOPF) est la seconde source de nourriture la plus fréquente et la plus abondante pour toutes les saisons sauf pour l'été où elle est remplacée par les bryophytes. Il est à noter que la présence et l'abondance des catégories de nourriture dans les contenus varie au cours de l'année. Ainsi, la MOPF est plus consommée en hiver (24 %) qu'au printemps et automne (respectivement 14 et 6 %). Les bryophytes sont plus abondants en été et automne (respectivement 17 et 15 %) qu'au printemps (4 %). Les algues ne sont présentes dans les contenus qu'au printemps et en automne. Enfin la fraction animale, très peu représentée au printemps et en automne (2 et 3 %) est plus abondante en été dans les contenus (17 %).

Par ailleurs, la taille des individus de *Potamophylax* analysés varie de 3 à 24. La taille des individus étudiés est plus grande au printemps et en été (14 et 17 mm) qu'en hiver et automne (10 et 8 mm ; **Tableau III.10**). Or l'abondance relative de la MOPG est corrélée positivement avec la taille de l'individu (**Tableau III.11**). Les algues sont, elles, corrélées négativement avec la taille des individus. Les autres catégories ne sont pas corrélées avec la taille.





**Figure III.9** Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de *Potamophylax* sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=27$ ), printemps ( $n=28$ ), été ( $n=6$ ) et automne ( $n=30$ ).



**Figure III.10** Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de *Potamophylax* sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=27$ ), printemps ( $n=28$ ), été ( $n=6$ ) et automne ( $n=30$ ).

**Tableau III.11** Résultats des corrélations de Pearson entre chaque catégorie de nourriture ingérée par *Potamophylax* sp. et la taille de l'organisme : degrés de liberté (ddl), statistique (t), valeur de p (p) et corrélation (r).

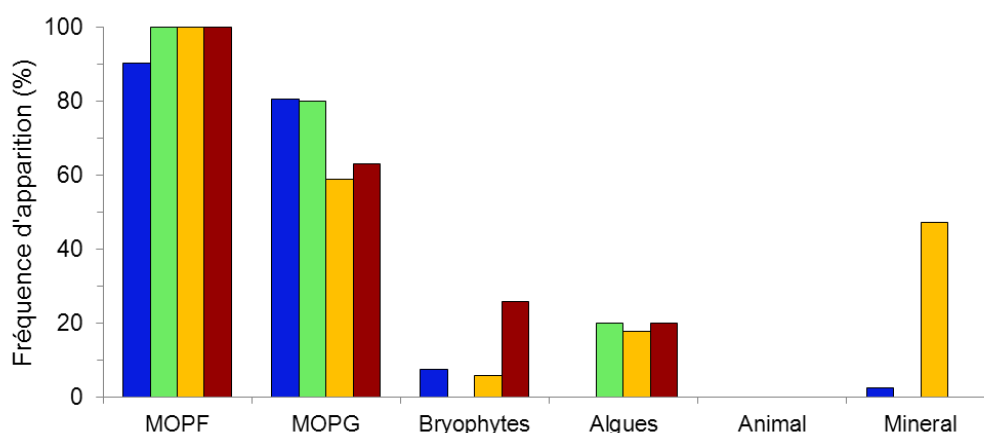
Catégorie	ddl	t	p	r
MOPF	89	-5,819	9,203	-0,52
MOPG	89	3,977	<b>0,0001</b>	0,39
Bryophytes	89	-0,813	0,4181	-0,09
Animal	89	1,416	0,1602	0,15
Algues	89	-2,005	<b>0,0480</b>	-0,21

*Leuctra*

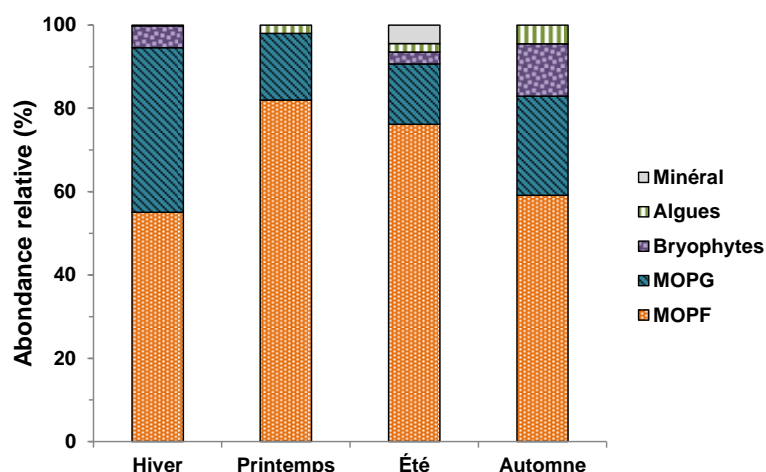
**Figure III.11** Vue dorsale d'un individu du genre *Leuctra*. (source E. Monoury)

*Leuctra* consomme principalement de la matière organique particulaire fine (MOPF) et grossière (MOPG) (**Figure III.12** et **Figure III.12**). Les bryophytes, les algues et les particules minérales sont moins fréquentes dans les contenus. Par ailleurs, quelle que soit la saison, la MOPG est moins fréquente que la MOPF. L'abondance relative moyenne de la MOPF est plus élevée au printemps et été (respectivement 82 et 76 %) qu'en hiver et automne (respectivement 55 et 59 %) (**Figure III.13**). Alors que la MOPG est plus abondante en hiver (40 %) que lors des autres saisons (16, 15 et 24 % respectivement pour printemps, été et automne). Certaines catégories ne sont présentes qu'à certaines saisons dans les contenus digestifs de *Leuctra*. Les particules minérales ne sont consommées qu'en hiver et en été, les bryophytes sont absents dans les contenus au printemps, les algues ne sont pas présentes en hiver et la fraction animale n'est présente dans aucun contenu digestif de *Leuctra*.

Par ailleurs, la taille des individus de *Leuctra* étudiés pour leur contenu varie de 3 à 9 mm et varie peu en moyenne entre les saisons (5-6 mm ; **Tableau III.10**). Aucune catégorie n'est corrélée avec la taille des individus (Pearson,  $p > 0,05$  ; **Tableau III.12**).



**Figure III.12** Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de *Leuctra* sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=41$ ), printemps ( $n=5$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=35$ ).

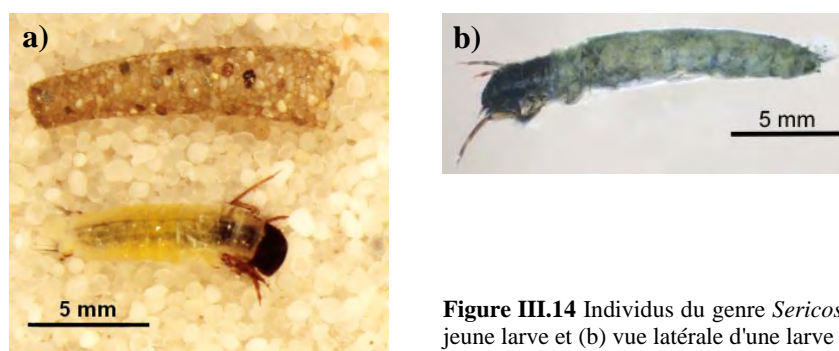


**Figure III.13** Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de *Leuctra* sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=41$ ), printemps ( $n=5$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=35$ ).

**Tableau III.12** Résultats des corrélations de Pearson entre chaque catégorie de nourriture ingérée par *Leuctra* sp. et la taille de l'organisme : degrés de liberté (ddl), statistique (t), valeur de p (p) et corrélation (r).

Catégorie	ddl	t	p	cor
MOPF	96	-0,825	0,4117	-0,09
MOPG	96	0,613	0,5412	0,06
Minéral	96	-0,775	0,4400	-0,08
Bryophytes	96	0,214	0,8310	0,02
Algues	96	0,761	0,4483	0,08

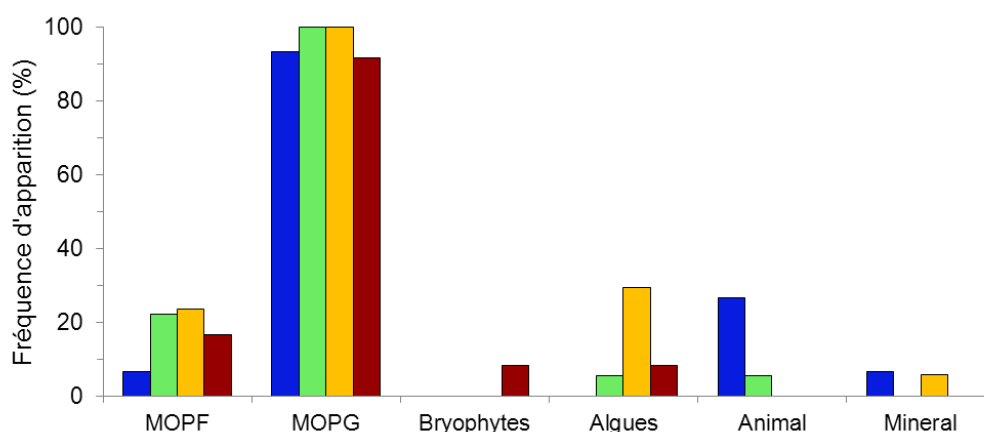
### *Sericostoma*



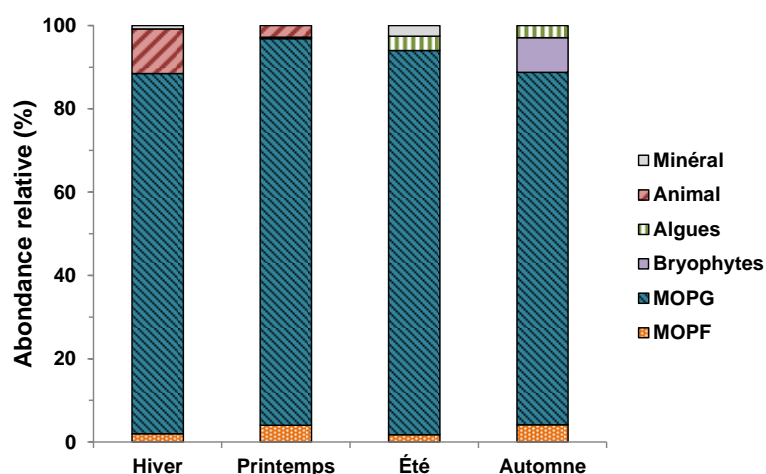
**Figure III.14** Individus du genre *Sericostoma* (a) vue dorsale et fourreau d'une jeune larve et (b) vue latérale d'une larve de dernier stade. (source E. Monoury)

*Sericostoma* consomme principalement de la matière organique particulière grossière (MOPG) (Figure III.15 et Figure III.16) quelle que soit la saison. L'abondance relative moyenne de la MOPF dans les contenus digestifs est faible (2 à 4 %) comparée à l'abondance de la MOPG (85 à 93 %) (Figure III.16). En outre, il y a une variabilité de présence des

sources secondaires en fonction des saisons ; les bryophytes, les algues, la fraction animale et les particules minérales ne sont pas présents à toutes les saisons et leur fréquence et leur abondance varie également dans le temps (**Figure III.15**). Par exemple, la fraction animale est plus fréquente et plus abondante dans les contenus en hiver (11 %) qu'au printemps (3 %). Les algues sont plus fréquentes en été mais leur abondance est faible (<4 %) quelle que soit la saison.



**Figure III.15** Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de *Sericostoma* sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=15$ ), printemps ( $n=18$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=12$ ).



**Figure III.16** Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de *Sericostoma* sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=15$ ), printemps ( $n=18$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=12$ ).

La taille des individus de *Sericostoma* utilisés varie de 3 à 18 mm et varie en moyenne entre les saisons (**Tableau III.10**). Les individus étudiés en hiver sont plus grands (13 mm) que ceux étudiés au cours des autres saisons (8, 9 et 10 mm). Or, la taille des individus est corrélée négativement avec l'abondance relative de la MOPF dans les contenus digestifs (**Tableau III.13**). Les autres catégories ne sont pas corrélées avec la taille.

**Tableau III.13** Résultats des corrélations de Pearson entre chaque catégorie de nourriture ingérée par *Sericostoma* sp. et la taille de l'organisme : degrés de liberté (ddl), statistique (t), valeur de p (p) et corrélation (r).

Catégorie	ddl	t	p	cor
MOPF	60	-2,607	<b>0,0115</b>	-0,32
MOPG	60	1,065	0,2912	0,14
Mineral	60	-0,553	0,5824	-0,07
Bryophytes	60	-0,687	0,4950	-0,09
Animal	60	1,045	0,3003	0,13
Algues	60	-1,110	0,2714	-0,14

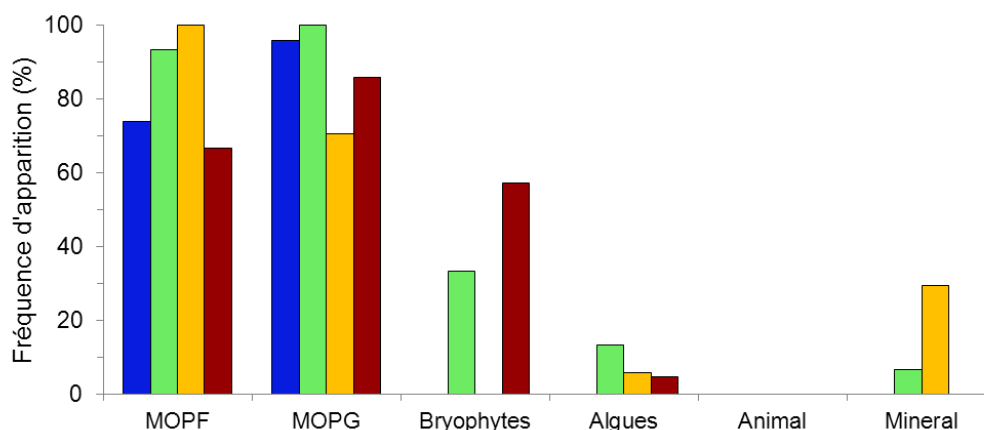
### *Gammarus*



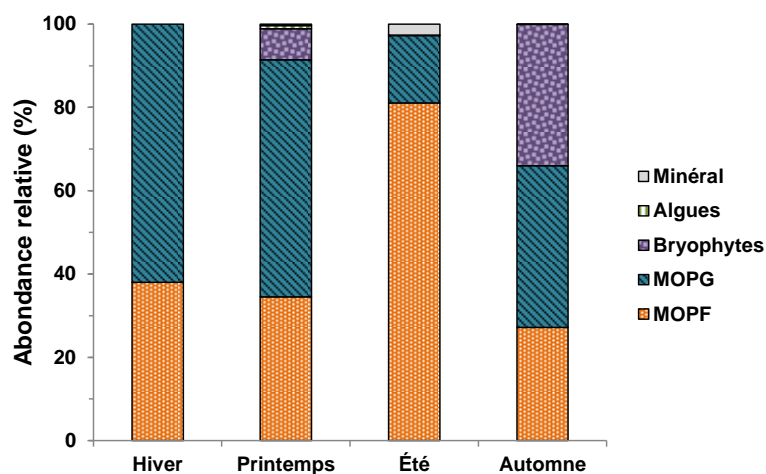
**Figure III.17** Vues latérales d'individus du genre *Gammarus*. (source E. Monoury)

Les matières organiques particulières fines (MOPF) et grossières (MOPG) sont les principales sources de nourriture de *Gammarus* (**Figure III.18** et **Figure III.19**). Son régime alimentaire reste toutefois varié (les bryophytes, les algues et les particules minérales). Par ailleurs, la fréquence d'apparition des différentes sources de nourriture varie au cours de l'année. Ainsi, la MOPF est moins fréquente en hiver et automne qu'au printemps ou été. La MOPG est, elle, moins fréquente en été. Les abondances relatives moyennes de la MOPF et de la MOPG ne varient pas entre l'hiver et le printemps, la MOPG étant plus abondante (~60 %) que la MOPF (~40 %). En revanche, en été, la MOPF représente 81 % du contenu et la MOPG ne représente plus que 16 % (**Figure III.19**). En automne, les abondances de la MOPF et de la MOPG sont plus faibles et les bryophytes représentent le même pourcentage de contenu que la MOPF et la MOPG (~33 %).

La taille des gammarus utilisés varie de 2 à 12 mm et diffère en moyenne entre les saisons (**Tableau III.10**). Les individus de *Gammarus* étudiés au printemps et automne sont plus grands (8 mm) que ceux étudiés en hiver et été (5 et 4 mm respectivement). La taille des individus est corrélée négativement avec l'abondance relative de la MOPF dans les contenus digestifs et la MOPG est corrélée positivement avec la taille de l'individu (**Tableau III.14**). Les autres catégories ne sont pas corrélées avec la taille.



**Figure III.18** Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de *Gammarus* sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=23$ ), printemps ( $n=15$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=21$ ).



**Figure III.19** Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de *Gammarus* sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=23$ ), printemps ( $n=15$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=21$ ).

**Tableau III.14** Résultats des corrélations de Pearson entre chaque catégorie de nourriture ingérée par *Gammarus* sp. et la taille de l'organisme : degrés de liberté (ddl), statistique (t), valeur de p (p) et corrélation (r).

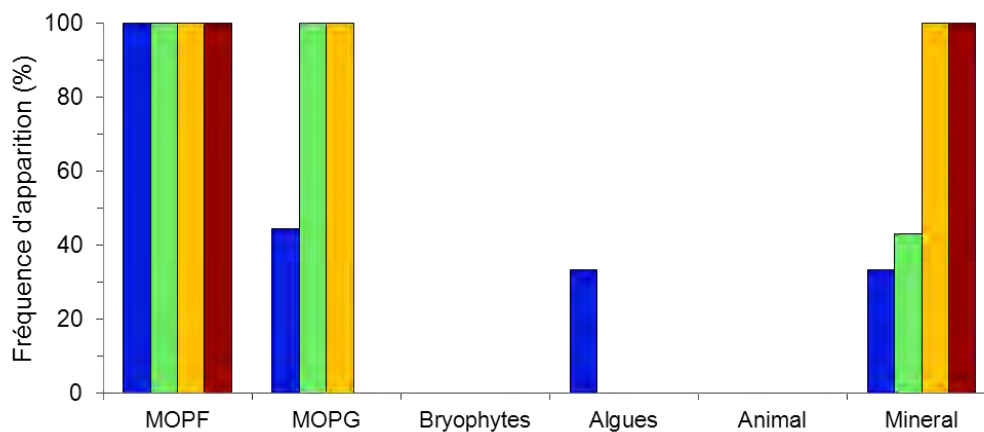
Catégorie	ddl	t	p	cor
MOPF	74	-5,258	<b>&lt;0,0001</b>	-0,52
MOPG	74	3,724	<b>0,0004</b>	0,40
Mineral	74	-1,296	0,1990	-0,15
Bryophytes	74	1,587	0,1168	0,18
Algues	74	-0,013	0,9898	-0,001

### Ephemera

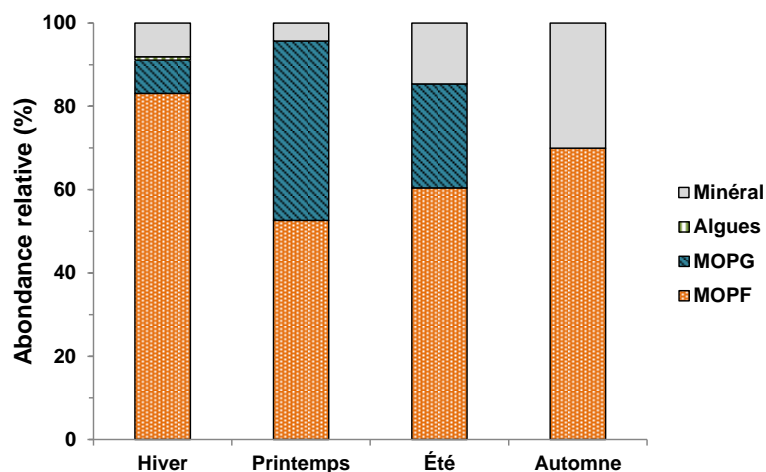


**Figure III.20** Vue dorsale d'un individu du genre *Ephemera*.  
(source E. Monoury)

*Ephemera* consomme principalement de la matière organique particulaire fine (MOPF), qui est rencontrée dans tous les contenus digestifs en grande abondance et à toutes les saisons (**Figure III.21** et **Figure III.22**). La MOPG et les particules minérales sont également fréquemment rencontrées, même si leur fréquence varie entre les saisons. Les algues ne sont rencontrées qu'en hiver dans les contenus. En été, il n'y a pas de variabilité de sources de nourriture entre les individus alors que, pour les autres saisons, on observe des différences. Ainsi, l'abondance relative moyenne de la MOPF dans les contenus digestifs d'*Ephemera* est plus faible au printemps et été (53 et 60 %) qu'en hiver (83 %). A l'inverse, la MOPG est plus abondante dans les contenus au printemps et été (respectivement 43 et 25 %) qu'en hiver (8 %). Enfin, les particules minérales sont plus abondantes en hiver et en été (respectivement 8 et 15 %) qu'au printemps (4 %).



**Figure III.21** Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d'*Ephemera* sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=9$ ), printemps ( $n=7$ ), été ( $n=4$ ) et automne ( $n=1$ ).



**Figure III.22** Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d'*Ephemera* sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=9$ ), printemps ( $n=7$ ), été ( $n=4$ ) et automne ( $n=1$ ).

La taille des individus utilisés varie de 4 à 31 mm et varie en moyenne entre les saisons (**Tableau III.10**). Les individus sont plus grands au printemps et été (26 et 22 mm, respectivement) qu'en hiver (12 mm) et en automne (6 mm). Or l'abondance relative de la MOPF dans les contenus digestifs est corrélée négativement avec la taille de l'individu. Alors que la MOPG est positivement corrélée à la taille des individus (**Tableau III.15**). Plus les individus sont grands et plus ils consomment de la MOPG au détriment de la MOPF. Les autres catégories ne sont pas corrélées avec la taille.

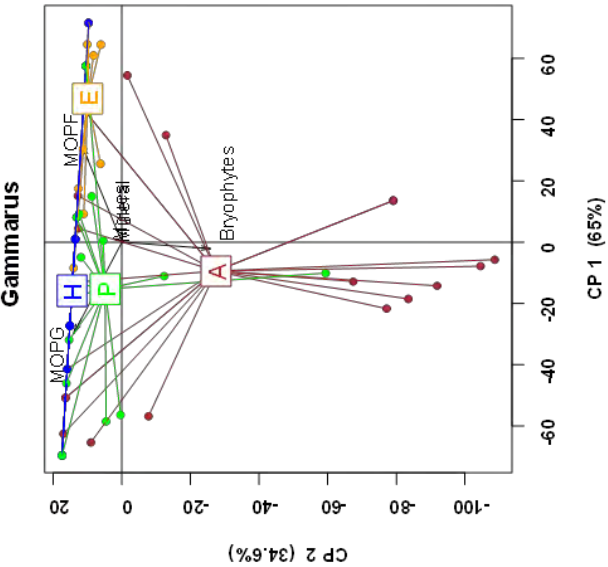
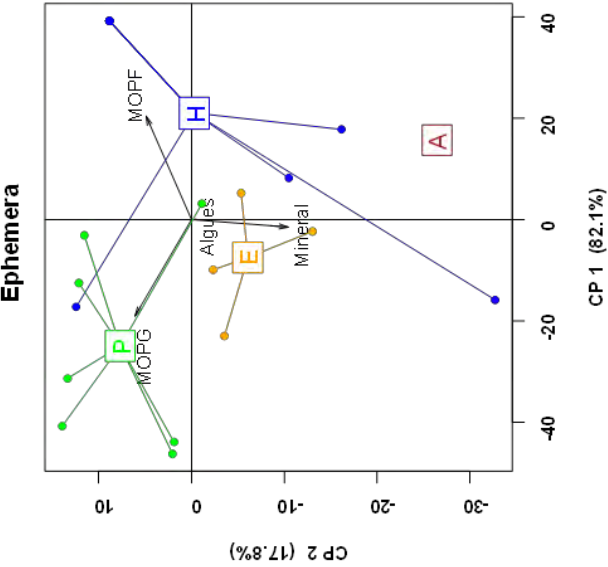
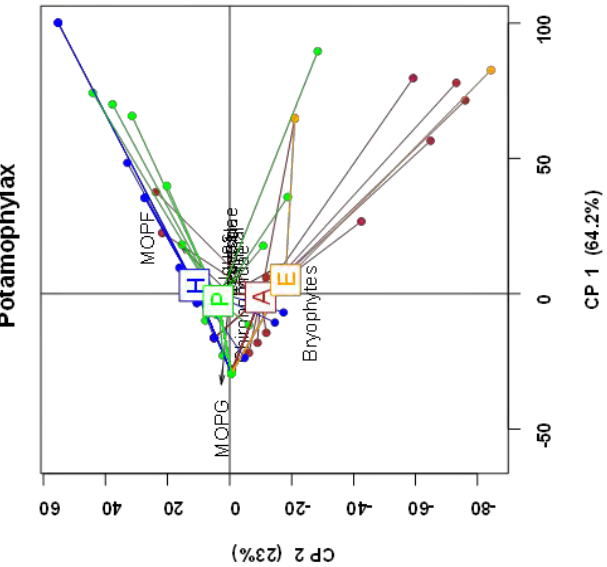
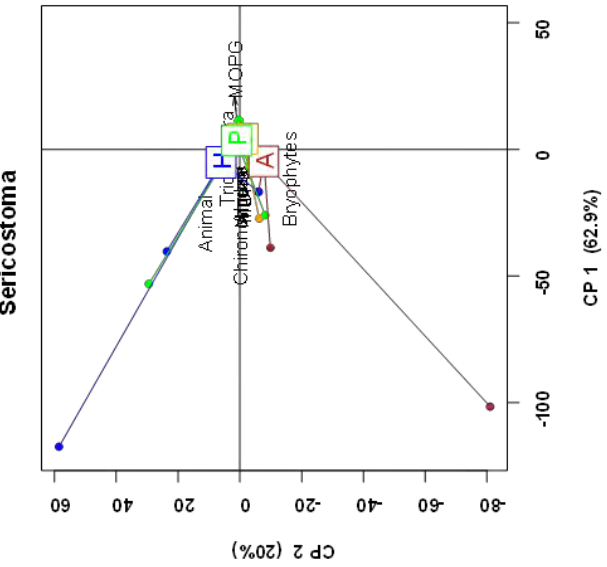
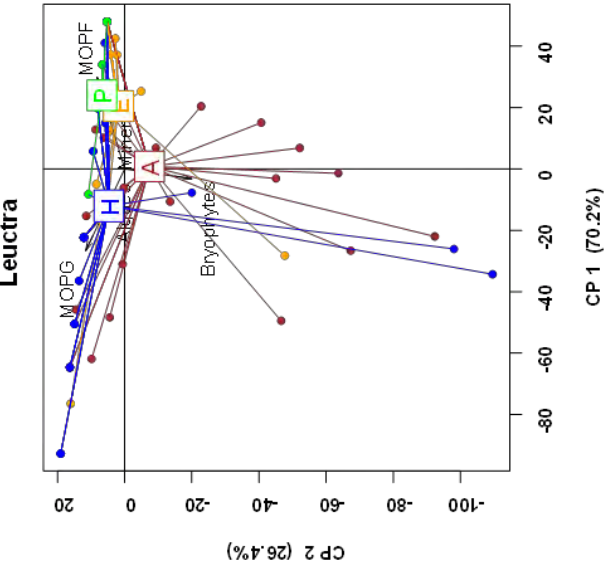


**Tableau III.15** Résultats des corrélations de Pearson entre chaque catégorie de nourriture ingérée par *Ephemera* sp. et la taille de l'organisme : degrés de liberté (ddl), statistique (t), valeur de p (p) et corrélation (r).

Catégorie	ddl	t	p	cor
MOPF	19	-4,642	<b>0,0002</b>	-0,73
MOPG	19	4,491	<b>0,0003</b>	0,72
Mineral	19	0,357	0,7248	0,08
Algues	19	0,586	0,5647	0,13

### Synthèse sur les consommateurs primaires

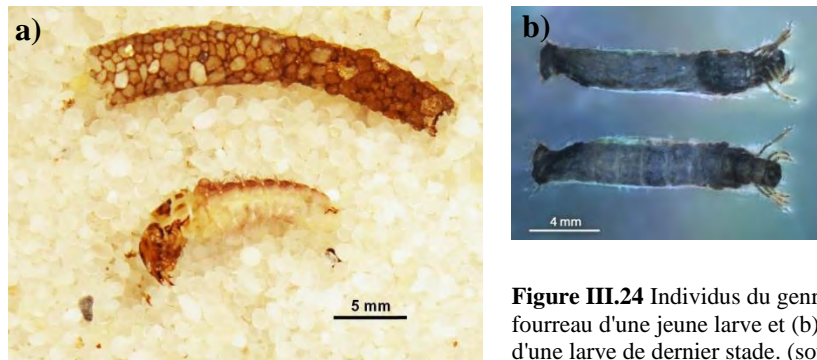
Les analyses en composantes principales réalisées sur les contenus digestifs des consommateurs primaires (**Figure III.23**) montrent que, selon le taxon étudié, il n'y a pas les mêmes variations de contenus digestifs en fonction des saisons. Toutefois, l'automne semble se distinguer par la présence de bryophytes dans les contenus et le printemps par une plus grande quantité de MOPG (sauf pour *Leuctra*).



**Figure III.23** Résultat des ACP en pourcentage conduites sur les contenus digestifs des espèces de consommateurs primaires. Distribution des contenus digestifs individuels (points) dans le plan CP 1 X CP 2 (b) selon les catégories ingérées (flèches). La position des contenus digestifs obtenus pour les saisons hiver (H), printemps (P), été (E) et automne (A) est signifiée par des points bleus, verts, oranges et rouges respectivement. La position moyenne des contenus digestifs associée à chaque saison (centre de gravité) est représentée par un carré coloré relié par des lignes de même couleur à chacun des échantillons correspondants.

### III.C.2.d.ii. Consommateurs secondaires

#### Odontocerum

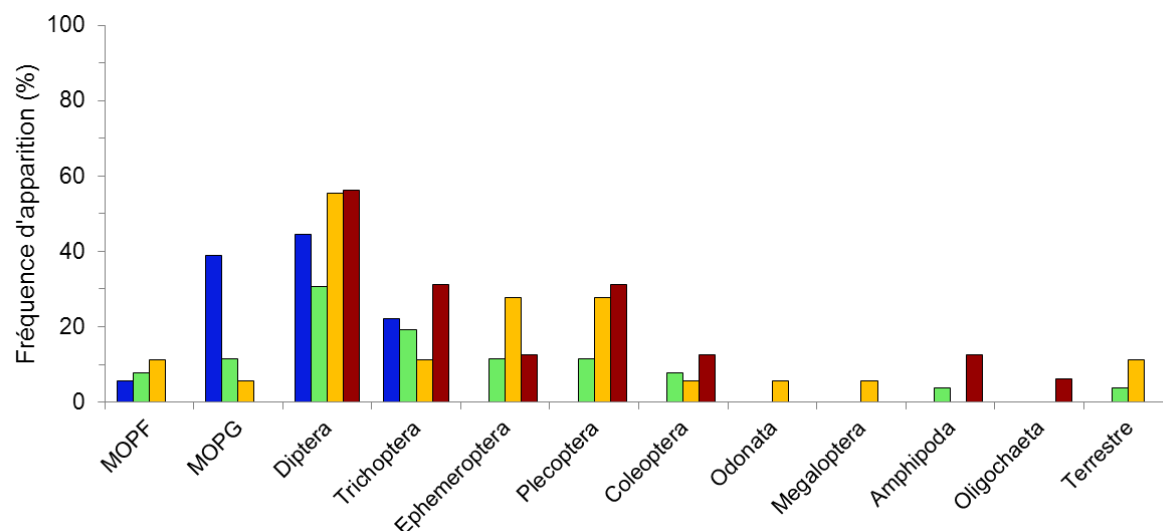


**Figure III.24** Individus du genre *Odontocerum* (a) vue latérale et fourreau d'une jeune larve et (b) vues ventrale (haut) et latérale (bas) d'une larve de dernier stade. (source E. Monoury)

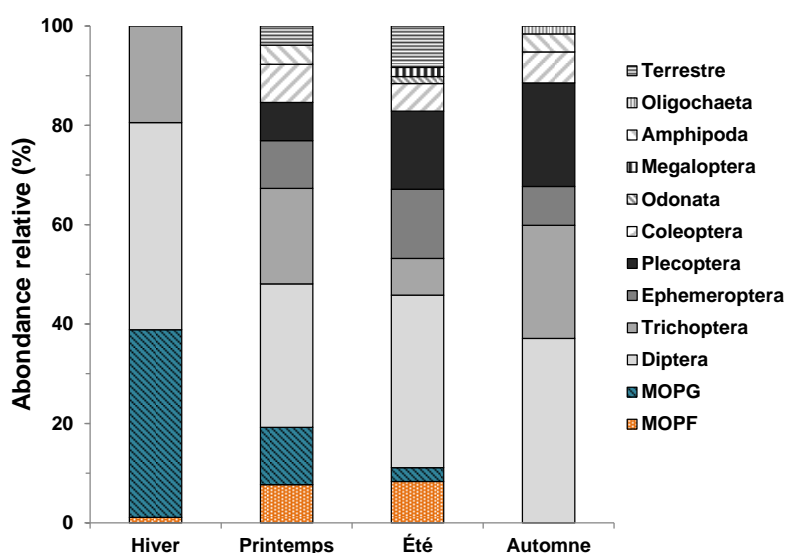
*Odontocerum albicorne* consomme de la matière organique particulaire et des proies (**Figure III.25**). Les diptères correspondent à la source de nourriture la plus fréquente et la plus abondante quelle que soit la saison (**Figure III.25** et **Figure III.26**). Seuls les diptères et les trichoptères sont présents à toutes les saisons, les autres sources n'apparaissent qu'à certaines saisons dans le contenu digestif. C'est au printemps qu'il y a le plus de catégories de nourritures différentes rencontrées (10 sources) mais à des fréquences plus faibles que pour les autres saisons. En comparaison, les contenus d'hiver ne contiennent que 4 types de nourriture. Par ailleurs, la matière organique (MOPF et MOPG) n'est pas rencontrée dans les contenus en automne et l'abondance relative moyenne de la MOPF est plus faible en hiver (1 %) qu'au printemps et été (8 %) (**Figure III.26**). A l'inverse, la MOPG, est plus abondante que la MOPF en hiver (38 %) mais devient proche de la MOPF au printemps (11 %) et moins abondante que la MOPF en été (3 %). La matière organique (MOPF+MOPG) représente 39 % des contenus en hiver et voit son abondance diminuée au cours de l'année (19 % au printemps et 11 % en été) pour disparaître des contenus en automne. La fraction animale est donc toujours dominante dans les contenus des *Odontocerum* quel que soit la saison. En hiver, *Odontocerum* ne montre pas de préférence pour ses proies (**Figure III.27**). Pour les autres saisons, seuls des évitements forts ou modérés sont observés. Ces valeurs négatives d'éléctivité indiquent que les proies sont peu consommées comparé à leur abondance dans le milieu.

D'autre part, la taille des individus utilisés varie de 4 à 18 mm et varie en moyenne entre les saisons (**Tableau III.10**). Leur taille est plus élevée en hiver et printemps (12 et 11 mm, respectivement) qu'en été et automne (9 mm). Or, l'abondance relative de la MOPF dans

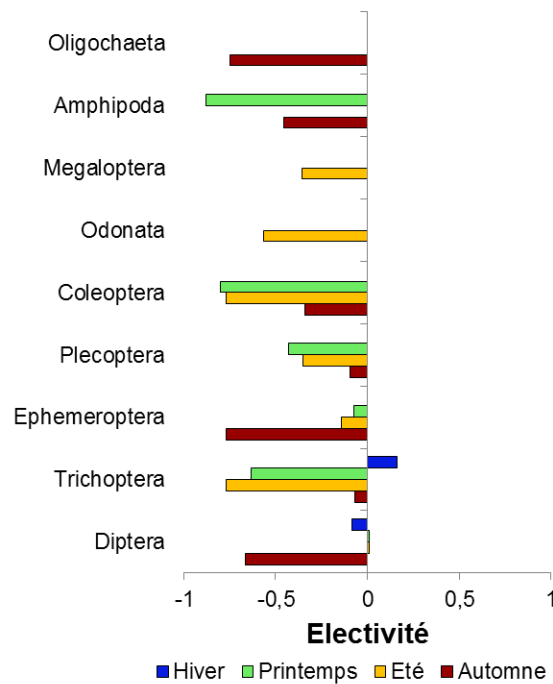
les contenus digestifs est corrélée négativement avec la taille de l'individu (Pearson,  $t_{74} = -2,962$ ,  $p = 0,0041$ ,  $r = -0,32$ ). Les autres sources ne sont pas corrélées avec la taille.



**Figure III.25** Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d'*Odontocerus albicorne* en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=18$ ), printemps ( $n=26$ ), été ( $n=18$ ) et automne ( $n=16$ ).



**Figure III.26** Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d'*Odontocerus albicorne* en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=18$ ), printemps ( $n=26$ ), été ( $n=18$ ) et automne ( $n=16$ ).



**Figure III.27** Electivité moyenne d'*Odontocerum albicorne* pour les différents types de proie rencontrés dans les contenus digestifs pour chaque saison : hiver (bleu), printemps (vert), été (orange) et automne (rouge).

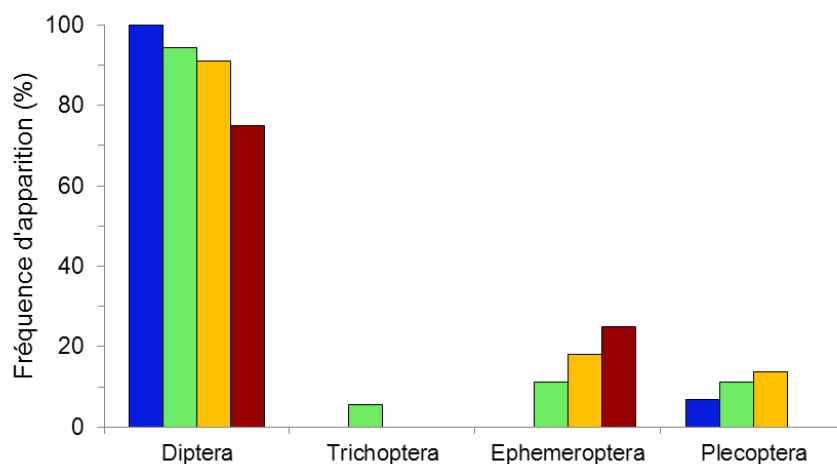
### Hexatoma



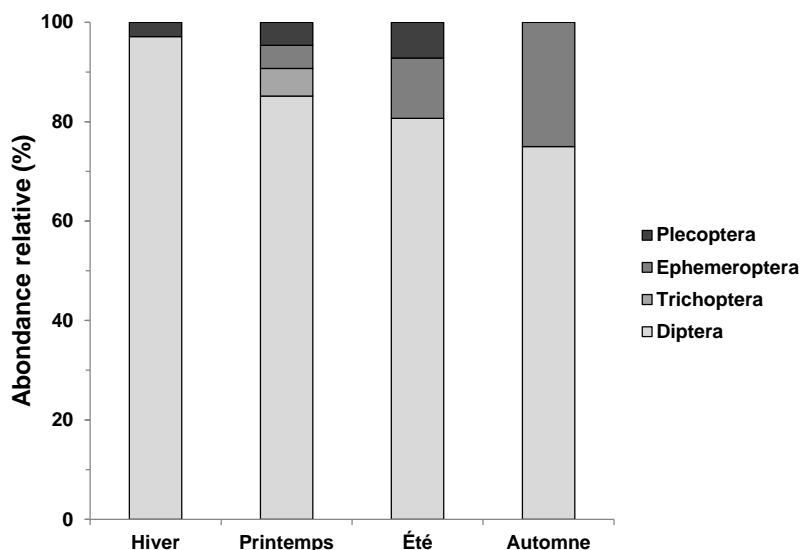
**Figure III.28** Individus du genre *Hexatoma* sp. (source E. Monoury)

*Hexatoma* consomme principalement des diptères (**Figure III.29** et **Figure III.30**) quelle que soit la saison. L'abondance et la fréquence relative moyenne des diptères dans les contenus digestifs d'*Hexatoma* diminuent entre l'hiver (97 %) et l'automne (75 %) (**Figure III.30**). Seuls les diptères sont présents à toutes les saisons ; alors que, les éphéméroptères ne sont pas rencontrés dans les contenus en hiver, les plécoptères ne sont pas rencontrés en automne et les trichoptères ne sont présents dans les contenus qu'au printemps. C'est au printemps qu'il y a le plus de types de proies différents (4 sources) alors que seules 2 types de proies sont consommés en hiver et automne. Il est à noter que les diptères deviennent moins

fréquents dans les contenus d'automne mais en contrepartie les éphéméroptères sont plus fréquentes et plus abondantes en automne (25 %) qu'au printemps et été (respectivement 5 et 12 %). *Hexatoma* montre une forte préférence pour les diptères quelle que soit la saison (**Figure III.31**). Les autres proies présentent une électivité négative donc un évitement fort ou modéré de ces proies par ce prédateur.



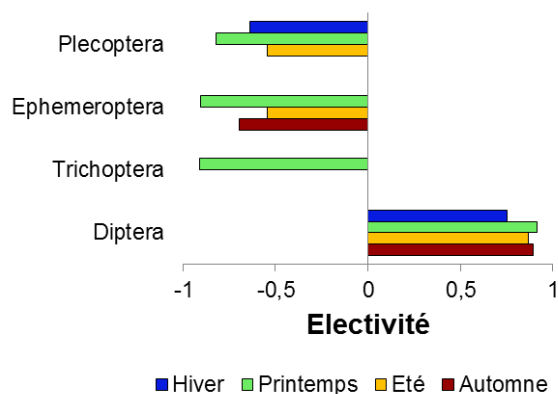
**Figure III.29** Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d'*Hexatoma* sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=29$ ), printemps ( $n=19$ ), été ( $n=22$ ) et automne ( $n=4$ ).



**Figure III.30** Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d'*Hexatoma* sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=29$ ), printemps ( $n=19$ ), été ( $n=22$ ) et automne ( $n=4$ ).

Par ailleurs, la taille des individus utilisés varie de 6 à 32 mm et diffère en moyenne entre les saisons (**Tableau III.10**). Les individus étudiés en hiver, printemps et été sont plus petits (19, 18 et 20 mm, respectivement) que ceux étudiés en automne (24 mm). Or

l'abondance des diptères dans les contenus digestifs est corrélée positivement avec la taille de l'individu (Pearson,  $t_{71}=-2,674$ ,  $p=0,0093$ ,  $r=0,30$ ). Les autres sources ne sont pas corrélées avec la taille.



**Figure III.31** Electivité moyenne d'*Hexatoma* sp. pour les différents types de proie rencontrés dans les contenus digestifs pour chaque saison : hiver (bleu), printemps (vert), été (orange) et automne (rouge).

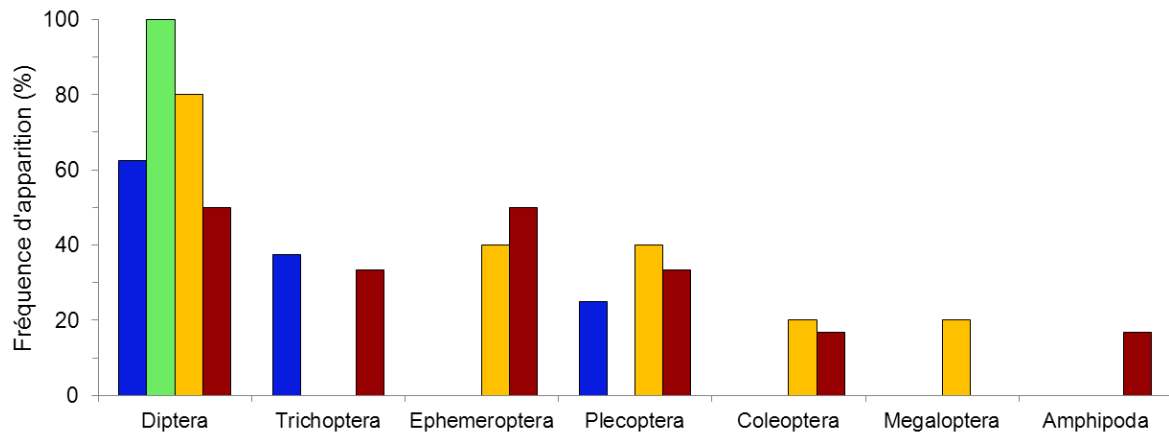
### *Cordulegaster*



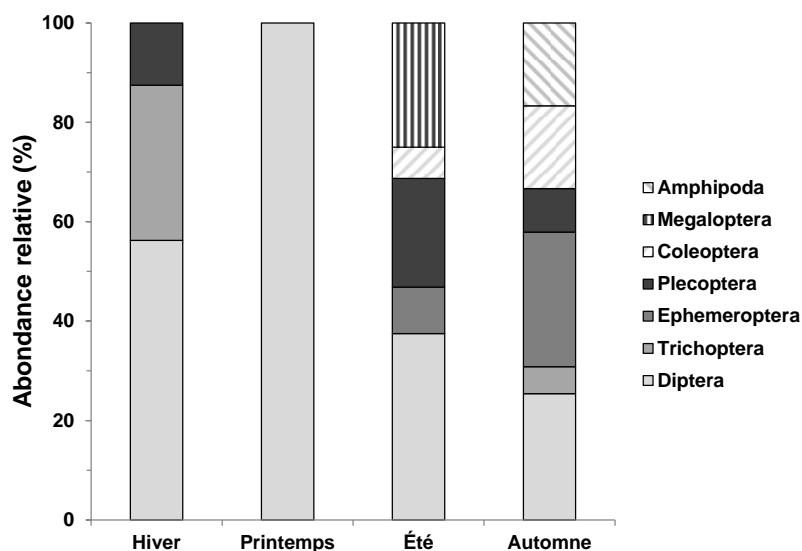
**Figure III.32** Vues dorsales d'individus du genre *Cordulegaster*. (source E. Monoury)

Les diptères dominent, en fréquence et en abondance relative, le contenu digestif de *Cordulegaster* (**Figure III.33**) quelle que soit la saison. Au printemps, ils correspondent au seul type de proie des contenus (100 %). Les autres sources ne sont pas présentes à toutes les saisons et leur fréquence est plus faible que celle des diptères, sauf les éphéméroptères qui sont aussi fréquentes que les diptères en automne. Aussi, les diptères et les éphéméroptères dominent les contenus digestifs (respectivement 25 et 27 %) en automne. Par ailleurs, c'est à cette saison qu'il y a le plus de types de proies différents rencontrés (6 taxons). La diversité de proies dans les contenus digestifs est la plus élevée en été et automne (**Figure III.34**).

En hiver, *Cordulegaster* montre une préférence modérée pour les trichoptères et un évitement modéré pour les diptères (**Figure III.35**). Au printemps, en revanche, il y a une forte préférence pour les diptères. En été, *Cordulegaster* montre une forte préférence pour les mégaloptères et un évitement modéré des coléoptères. Enfin, en automne il y a un fort évitement des diptères et un évitement modéré des trichoptères ainsi qu'une forte préférence pour les amphipodes. Pour les types de proies non citées, *Cordulegaster* ne présente pas de préférence ni d'évitement.



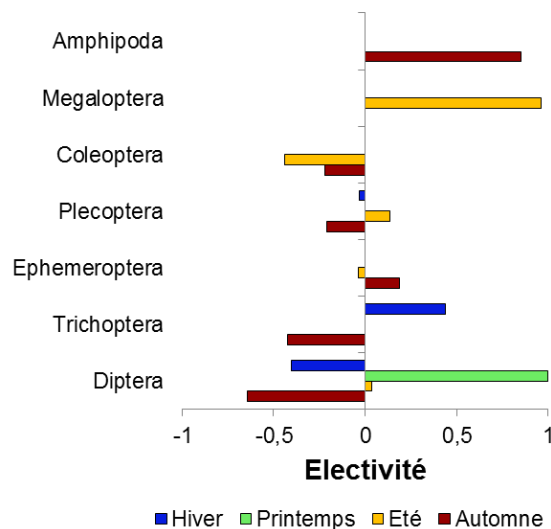
**Figure III.33** Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de *Cordulegaster* sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=8$ ), printemps ( $n=2$ ), été ( $n=5$ ) et automne ( $n=6$ ).



**Figure III.34** Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de *Cordulegaster* sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=8$ ), printemps ( $n=2$ ), été ( $n=5$ ) et automne ( $n=6$ ).



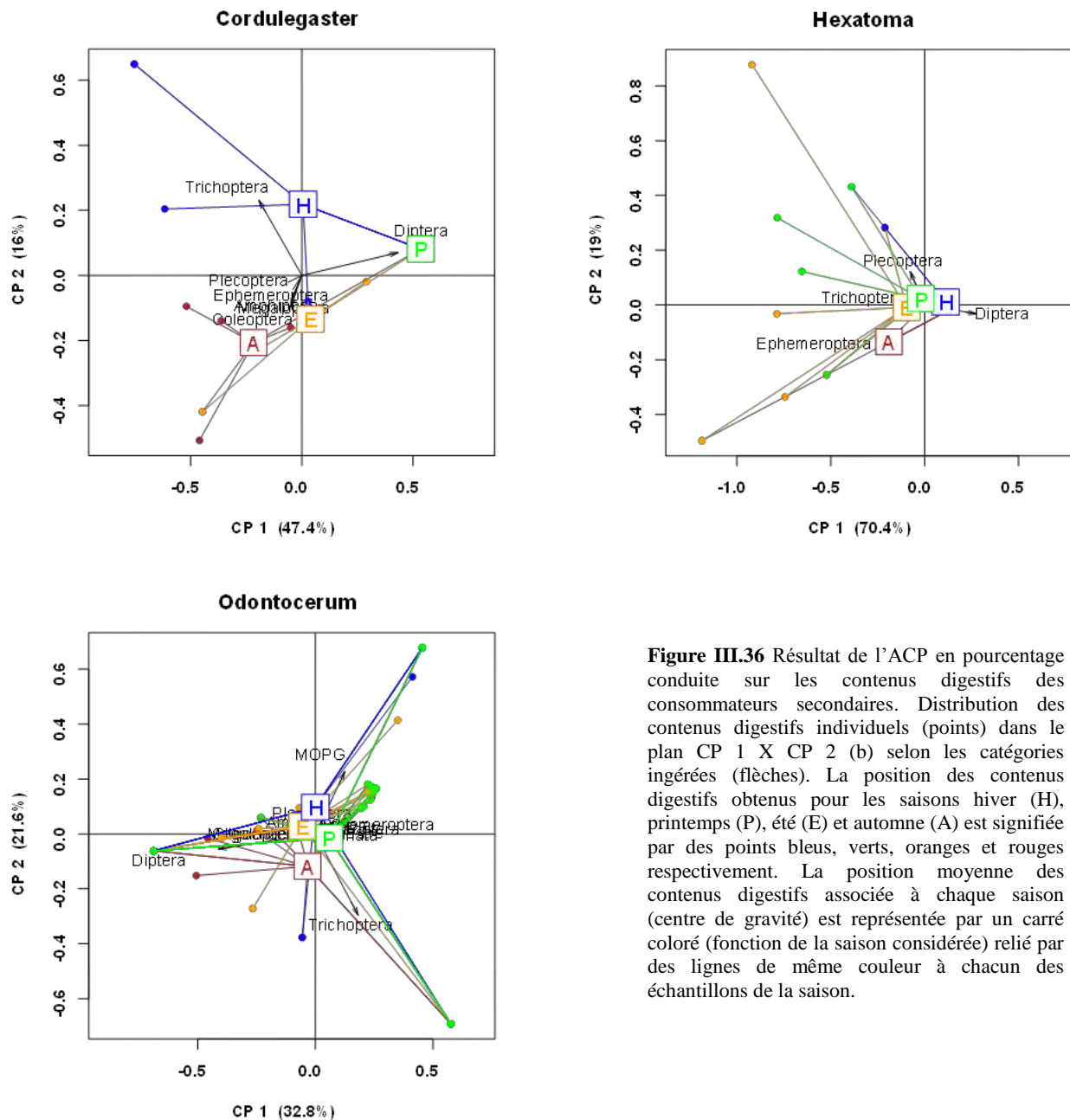
La taille des individus utilisés varie de 7 à 42 mm et varie en moyenne entre les saisons (**Tableau III.10**). La taille des individus est plus élevée en automne (22 mm) que pour les autres saisons (10 mm au printemps, 15 mm en hiver et 17 mm en été). Or l'abondance des amphipodes dans les contenus digestifs est corrélée positivement avec la taille de l'individu (Pearson,  $t_{71}=2,710$ ,  $p=0,0139$ ,  $r=0,53$ ). Les autres sources ne sont pas corrélées avec la taille.



**Figure III.35** Electivité moyenne de *Cordulegaster* sp. pour les différents types de proie rencontrés dans les contenus digestifs pour chaque saison : hiver (bleu), printemps (vert), été (orange) et automne (rouge).

### Synthèse sur les consommateurs secondaires

Les analyses en composantes principales réalisées sur les contenus digestifs des consommateurs secondaires (**Figure III.36**) montrent que *Cordulegaster* présente la plus grande variabilité de régime alimentaire entre les saisons. Les autres taxons présentent de grandes variabilités individuelles qui supplantent les variations saisonnières



**Figure III.36** Résultat de l'ACP en pourcentage conduite sur les contenus digestifs des consommateurs secondaires. Distribution des contenus digestifs individuels (points) dans le plan CP 1 X CP 2 (b) selon les catégories ingérées (flèches). La position des contenus digestifs obtenus pour les saisons hiver (H), printemps (P), été (E) et automne (A) est signifiée par des points bleus, verts, oranges et rouges respectivement. La position moyenne des contenus digestifs associée à chaque saison (centre de gravité) est représentée par un carré coloré (fonction de la saison considérée) relié par des lignes de même couleur à chacun des échantillons de la saison.

### III.D. Discussion

#### III.D.1. Géomorphologie de la zone de dépôt : description et facteurs de variation

##### Géomorphologie des zones de dépôts

Les zones de dépôt se caractérisent par une granulométrie comprenant plus de 50 % de sédiments fins (<1mm), les plaçant ainsi dans la catégorie des habitats à substrat fin (Thomson *et al.*, 2001; Rabeni *et al.*, 2002). Ce résultat est en adéquation avec les descriptions des unités géomorphologiques de faible courant et d'accumulation trouvées dans la littérature (Hawkins *et al.*, 1993; Thomson *et al.*, 2001; Rabeni *et al.*, 2002). La quantité de matière organique contenue dans les sédiments varie en moyenne annuelle de 1,4 à 3,9 kg PSSC.m<sup>-2</sup> ce qui est plus élevé que les valeurs moyennes annuelles obtenues au cours des nombreuses études répertoriées par Webster et Meyer (1997) et pour des substrats mixtes par Eggert *et al.* (2012). Ces derniers auteurs ont trouvé que, dans des ruisseaux forestiers (Caroline du Nord, Etats-Unis,  $n=53$ ), la quantité de matière organique dans le sédiment variait entre 0,5 et 1,7 kg PSSC.m<sup>-2</sup>. En revanche, les valeurs obtenues au cours de notre étude sont comparables aux valeurs mesurées par Metzler et Smock (1990) sur des carottes (20 cm de profondeur contre 7 cm dans notre étude) dans les zones d'accumulation de matière organique d'un ruisseau forestier (Virginia, Etats-Unis) de l'ordre de 3,5 kg.m<sup>-2</sup>. Nos valeurs sont également plus élevées que les valeurs maximales (1,2 kg PS.m<sup>-2</sup>) trouvées au niveau des zones de radiers par Cornut (2010) dans son étude du stockage de la MOPG en subsurface des sédiments de ruisseaux de la Montagne Noire. Le stockage de matière organique dans le sédiment au niveau des zones de dépôt est donc potentiellement plus important que dans les autres habitats du ruisseau.

La quantité de matière organique particulaire benthique (surface des sédiments) variait de 12 à 643 g PS.m<sup>-2</sup> au cours de notre étude. Avec une moyenne annuelle de 244 g PS.m<sup>-2</sup>, elle était plus élevée que la valeur moyenne des mouilles (156 g PS.m<sup>-2</sup>,  $n=45$ ) et des radiers (96 g PS.m<sup>-2</sup>,  $n=20$ ) observé par Kobayashi et Kagaya (2002) dans un ruisseau forestier de tête de bassin. La matière organique est mieux retenue par les accumulations de débris et à la surface des sédiments mais la durée de rétention des particules est plus importante dans les zones d'accumulation (Jones et Smock, 1991). De plus, nos résultats confirment que le stockage de matière organique dans les sédiments est plus important qu'en surface avec une différence d'un ordre de grandeur, approximativement (Metzler et Smock, 1990; Cornut,

2010). Le carbone ainsi stocké pouvant être une source d'énergie supplémentaire lorsque la matière organique présente à la surface des sédiments se raréfie.

La chlorophylle *a* mesurée dans les zones de dépôt correspond à un biofilm épipsammique qui se développe notamment en été et puise les nutriments contenus dans l'eau. Sa biomasse est donc corrélée négativement aux concentrations en nutriments mais aussi positivement à la quantité de lumière atteignant le ruisseau (Sabater *et al.*, 2000; Romaní et Sabater, 2001; Romaní, 2010). Les teneurs en chlorophylle *a* observées dans les zones de dépôts sont de l'ordre de 40 à 80 mg.m<sup>-2</sup> ce qui est en adéquation avec les valeurs observées (2 à 50 mg.m<sup>-2</sup>) dans des zones sableuses de bords de ruisseaux par Romaní et Sabater (2001).

#### Facteurs de variation

La dynamique sédimentaire dans les ruisseaux de tête de bassin est très variable au cours du temps (**Figure III.37**), notamment du fait des variations du régime hydrologique. En effet, la variation des régimes pluviométriques au cours de l'année va entraîner des débits du cours d'eau plus ou moins forts, qui vont eux-mêmes entraîner une modification de la répartition des sédiments et des débris organiques au sein du lit du ruisseau (Poff *et al.*, 1997). Au cours de notre étude, nous avons pu observer un certain nombre de transformations du lit de nos ruisseaux d'études. Ainsi certaines zones de dépôt ont régressé au cours de l'année, tandis que d'autres se sont agrandies, les changements les plus importants se sont opérés entre l'échantillonnage d'hiver et de printemps. Le changement de paramètres morphologiques observé dans notre étude entre l'hiver et les autres saisons peut s'expliquer par le fort remaniement des sédiments induit par les crues de printemps qui ont eu lieu au mois de mars, le débit moyen mensuel du Lampy en aval de notre station d'étude est ainsi passé de 0,33 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> en février à 3,05 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> au mois de mars puis est redescendu à 0,15 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> au mois de mai (échantillonnage de printemps) (origine des données : DDTM11 / HYDRO- MEDD/DE).

Les variations saisonnières de dépôt de sédiment observées au cours de notre étude ont ainsi pu être conditionnées par la pluviométrie lors de l'expérience. Les données météorologiques provenant de 6 stations météorologiques (Météo France), situées autour de la Montagne Noire à une distance des ruisseaux d'étude comprise entre 1 et 10 km, ont été moyennées. Nous avons ainsi pu estimer la quantité de précipitation cumulée en hiver, au cours des 15 jours de l'expérience de dépôt de sédiment, était en moyenne de 13 mm contre 62 mm au printemps. Les faibles précipitations ainsi qu'un débit du ruisseau réduit ont entraînés un dépôt plus important de sédiments fins dans les zones de dépôt en hiver. Par

ailleurs, les variations saisonnières observées de la teneur en chlorophylle *a* des sédiments peuvent avoir plusieurs explications, notamment la température et la luminosité mais aussi les variations de débit. La diminution en nutriments dans l'eau des ruisseaux en été et automne, et particulièrement en nitrate et en phosphore, est congruente avec l'augmentation de la chlorophylle *a*. Les organismes photosynthétiques vont prélever davantage de nutriments pour leur croissance comme démontré dans différentes études (Mulholland et Hill, 1997); or les faibles débits en été vont accentuer les changements chimiques de l'eau (température, nutriments, carbone organique dissous, pH).

Seul le dépôt de sédiment présente une différence entre les deux types de ruisseaux, les autres caractéristiques de l'habitat ne diffèrent pas significativement ce qui permet de définir une évolution saisonnière commune aux zones de dépôt quel que soit l'ouverture de canopée (**Figure III.37**).

HIVER	PRINTEMPS	ÉTÉ	AUTOMNE
<ul style="list-style-type: none"> <li>Faible température</li> <li>Fortes concentrations en nutriments et COD</li> <li>Sable moyen</li> <li>Dépôt sédimentaire (fin) important</li> <li>Stockage élevé de MOPG et MOPF</li> <li>Concentration en chlorophylle <i>a</i> moyenne</li> <li>Forte densité d'organismes</li> <li>Taxons dominants: Tanytarsini (4033) Orthoclaadiinae (699) Tanypodinae (698) Chironomini (428) Ceratopogoninae (174) Hexatoma sp. (98) Leuctra sp. (86)</li> <li>Traits caractéristiques: Courant nul Fousseur</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Température moyenne</li> <li>Faibles concentrations en COD</li> <li>Sable grossier</li> <li>Dépôt sédimentaire (fin)</li> <li>Stockage de MOPG et MOPF</li> <li>Concentration en chlorophylle <i>a</i> faible</li> <li>Faible densité d'organismes</li> <li>Taxons dominants: Tanypodinae (554) Tanytarsini (454) Gammarus sp. (202) Potamophylax sp. (199) Ephemerella sp. (161) Orthoclaadiinae (150) Habrophlebia sp. (123) Chironomini (96) O. albicorne (82)</li> <li>Traits caractéristiques: Taille max&lt;0,5 cm</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Forte température</li> <li>Faibles concentrations en nutriments et COD</li> <li>Sable grossier</li> <li>Dépôt sédimentaire (fin)</li> <li>Stockage de MOPG et MOPF</li> <li>Concentration en chlorophylle <i>a</i> forte</li> <li>Faible densité d'organismes</li> <li>Taxons dominants: Tanytarsini (1251) Orthoclaadiinae (218) Leuctridae (178) O. albicorne (110) Nemouridae (108) Sericostoma sp. (106) Leptophlebiidae (99) Tanypodinae (97)</li> <li>Traits caractéristiques: Déchiqueteurs Oligotrophes</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Faible température</li> <li>Faibles concentrations en COD</li> <li>Sable grossier</li> <li>Dépôt sédimentaire (fin)</li> <li>Stockage de MOPG et MOPF</li> <li>Concentration en chlorophylle <i>a</i> forte</li> <li>Forte densité d'organismes</li> <li>Taxons dominants: Tanytarsini (3476) Orthoclaadiinae (568) Tanypodinae (448) Gammarus sp. (340) Habrophlebia sp. (123) Chironomini (111) Leuctra sp. (105) Baetis sp. (94) Potamophylax sp. (88)</li> <li>Traits caractéristiques: Nageur pleine eau</li> </ul>

**Figure III.37** Variations saisonnières mises en évidence pour les caractéristiques de l'eau du ruisseau et les caractéristiques géomorphologiques et faunistiques de la zone de dépôt.

### III.D.2. Communauté macrobenthique de la zone de dépôt

#### Faunistique

Les communautés macrobenthiques des zones de dépôt présentent aussi des variations saisonnières. En effet, la densité de macroinvertébrés est plus importante en hiver et automne qu'au printemps et été. En revanche, la richesse raréfiée ne varie pas entre les saisons, mais plutôt entre les ruisseaux. Ces communautés sont dominées en nombre par les Chironomidae, qui représentent environ 40 % de l'abondance totale à la saison au printemps et en été mais 70 % en hiver et en automne. Cette dernière valeur coïncide avec les études menées sur les agrégats de détritus, qui trouvent également une dominance des Chironomidae, de l'ordre de 70 % par exemple dans un ruisseau en Irlande (Murphy et Giller, 2000). Des changements saisonniers affectent aussi la richesse en taxons sensibles (éphémères, plécoptères et trichoptères ; EPT) avec une plus grande richesse au printemps et été lorsque les zones de dépôt contiennent moins de matière organique et que la température est plus élevée. Dans le cadre d'autres études, il n'a été montré aucune différence entre les saisons pour l'indice de richesse EPT, en raison de la compensation du nombre de taxons entre les trois groupes au cours de l'année (Šporka *et al.*, 2006). En revanche, Larsen *et al.* (2009) avait montré une diminution de l'indice de richesse EPT avec l'augmentation du dépôt de sédiments fins ou de la présence de sédiments fins dans le milieu. Or nos résultats vont à l'encontre de cette hypothèse.

La composition taxonomique change au cours des saisons et discrimine également l'hiver et l'automne du printemps et été (NMDS ; **Figure III.5** et **Tableau III.5**). Deux facteurs entrent en jeu dans ces différences (composition taxonomique et abondance) observées entre ces deux groupes de saisons. En premier lieu, la méthode d'échantillonnage sélectionne les organismes en fonction de la taille (ici >0,5mm). Ce prélèvement sélectif entraîne une sous-estimation de la présence ou de l'abondance des organismes de petite taille (taille maximale faible ou premiers stades larvaires) tels que les Chironomidae. Deuxièmement, les taxons qui présentent un cycle de vie court (<1an) seront moins présents dans les échantillonnages juste après la phase d'émergence (printemps-été) car les pontes ou les premiers stades larvaires ne seront pas échantillonnés (Mackay et Kalff, 1969; Šporka *et al.*, 2006). En effet, l'émergence est souvent synchrone pour une même espèce dans un habitat donné du fait d'une exposition à la même température et aux mêmes contraintes. Mackay et

Kalff (1969) ont souligné l'importance des phases d'émergence dans la présence de certains insectes dans les échantillons d'une communauté d'insectes d'un ruisseau québécois. L'étude des traits fonctionnels nous montre, en effet, que lors de notre étude, les organismes dont la taille est inférieure à 0,5 cm augmentent significativement en proportion entre l'hiver et le printemps et diminuent significativement entre le printemps et l'automne. Au printemps, juste avant l'émergence, les organismes ayant un cycle de vie inférieur à 1 an sont à leur taille maximale et à l'automne, ils sont à leurs premiers stades larvaires. Par ailleurs le froid et les perturbations hydrauliques rencontrées en hiver sont autant de contraintes qui pourraient renforcer le développement de stratégies *r*, c'est-à-dire d'organismes ayant un cycle de vie court et une petite taille. Par ailleurs, les taxons affiliés à un courant nul diminuent en proportion entre l'hiver et le printemps, ce qui renforce l'hypothèse d'une forte perturbation physique des zones de dépôt au cours des crues de printemps.

En été, la proportion de déchetiqueurs augmente par rapport à l'hiver, malgré une quantité de matière organique particulaire de surface moins importante. Cependant, les densités de macroinvertébrés diminuent entre l'hiver et l'été, mais la densité de déchetiqueurs diminue moins que celle des autres groupes trophiques. Ceci est certainement dû à leur capacité à s'adapter à une diminution de leurs ressources par un comportement de plasticité alimentaire (Dangles, 2002b). L'opportunisme alimentaire de *Gammarus* a particulièrement été étudié (Felten *et al.*, 2008). Ce taxon est capable de changer son comportement alimentaire en fonction des sources de nourriture disponibles et abondantes dans le milieu. En revanche la diminution de la quantité de matière organique fine dans les sédiments et la diminution de Chironomidae qui l'accompagne peut avoir diminué les ressources des taxons ayant d'autres modes de nutrition comme les prédateurs ou les dépositivores.

Les organismes affiliés aux milieux oligotrophes, notamment *Cordulegaster boltonii*, les plécoptères et certains trichoptères à fourreaux, sont plus représentés en été qu'en hiver. En été, les conditions de faible débit, de températures élevées et d'utilisation par les organismes autotrophes des nutriments, entraînent une modification de la chimie de l'eau qui tend vers l'oligotrophie, alors qu'en hiver, la quantité de matière organique particulaire et dissoute est importante tout comme la teneur en nutriments. La quantité de chlorophylle *a* plus élevée en été et automne confirme une croissance des producteurs primaires. Les

organismes affiliés à l'oligotrophie voient leur nombre diminué ensuite à l'automne lorsque les litières de feuillus rejoignent en grande quantité le ruisseau et que la température diminue.

Par ailleurs, la proportion de fouisseurs diminue entre l'hiver et l'automne, ceci est en partie dû à l'arrivée dans les zones de dépôt de nageurs, comme *Gammarus*, dont la proportion est élevée en automne. La qualité de refuge des zones de dépôt lors des pluies d'automne favorise la présence de plus d'organismes nageurs. Et les nageurs se feront moins emporter dans le courant, dériveront moins qu'en zones de courant.

Selon Krno (1996) (*in* Šporka *et al.*, 2006) il est possible de distinguer deux périodes significativement différentes dans l'année d'un point de vue des facteurs abiotiques et de la disponibilité des ressources alimentaires. D'un côté la période "froide", pour laquelle le débit, la biomasse de périphyton et la production de racleurs sont plus élevés. Et de l'autre, la période chaude caractérisée par de fortes températures, une biomasse de MOPF et une production de filtreurs et de dépositivores élevées. Dans notre étude nous pouvons également scinder l'année en deux parties, hiver et automne d'un côté et printemps et été de l'autre. Cependant nos saisons ne présentent pas les mêmes tendances de traits.

La saison discrimine moins les communautés sur la base des traits bioécologiques que lorsqu'on se base sur la taxonomie. Il est possible que les variations d'abondance des espèces partageant un trait se compensent une fois rassemblées. Ainsi Iversen (1988) a montré que la variation saisonnière observée dans la production et la biomasse des espèces de déchiqueteurs était moindre une fois les valeurs sommées pour l'ensemble de ces taxons.

Les autres indices de diversité varient plus entre les ruisseaux qu'entre les saisons, suggérant l'importance de l'ouverture de canopée pour la macrofaune benthique observée dans différentes études antérieures (Hernandez *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2009; Lagrue *et al.*, 2011; Lecerf *et al.*, 2012). Une étude regroupant les effets de l'ouverture de canopée sur la production d'invertébrés benthiques en ruisseaux de nombreuses régions tempérées à travers le monde a montré que la production était moindre dans les sites où la canopée est fermée comparée à une canopée ouverte (Iversen, 1988). Cette tendance n'est pas retrouvée dans notre étude au niveau de la densité en revanche la diversité est plus importante dans le ruisseau de canopée ouverte que dans le ruisseau de canopée fermée. D'autre part, la répartition des individus entre les espèces est plus équitable lorsque la canopée est fermée. En effet, l'équitabilité obtenue dans nos zones de dépôt qui est élevée ( $J'=0,66$  en moyenne), l'est davantage dans le Bergnassonne ( $J'=0,75 \pm 0,11$ ) et est plus constante que dans le Lampy



( $J=0,57 \pm 0,18$ ). La dominance est plus élevée pour le Lampy, en partie du fait de l'abondance des Chironomidae.

Le dépôt de sédiments fins n'impacte pas les communautés d'invertébrés dans les zones de dépôt, ce qui est contraire aux hypothèses proposées par les différents travaux présents dans la littérature au sujet de l'impact du dépôt sur les communautés d'invertébrés de zones d'eau courante (Larsen et Ormerod, 2010b; Larsen et Ormerod, 2010a; Larsen *et al.*, 2011).

### Contenus digestifs

Les régimes alimentaires des individus varient en fonction de la saison au sein d'une même espèce, comme l'ont montré des études précédentes (Roeding et Smock, 1989). Roeding et Smock (1989) ont rapporté que le trichoptère Sericostomatidae *Agarodes libalis* se nourrissait exclusivement de bois en été et qu'en hiver et automne, il complétait son régime alimentaire avec des feuilles. Dans notre étude, les déchiqueteurs consomment préférentiellement des particules organiques de grande taille, sauf le plécoptère *Leuctra*. La petite taille de ce dernier ne permet pas de savoir l'origine de la matière organique fine qui prévaut dans ses contenus digestifs. Shapas et Hilsenhoff (1976) ont rapportés qu'en été 100 % du contenu digestif des larves de *Leuctra ferruginea* était composé de détritus. Alors que López-Rodríguez *et al.* (2009) estimait le contenu digestif de *Leuctra geniculata* à 73 % de MOPF et 24 % de MOPG ce qui est plus proche de nos résultats et confirme la forte proportion de la MOPF dans le régime alimentaire des *Leuctra*.

*Potamophylax* et *Gammarus* présentent des changements dans leur régime alimentaire entre les saisons. Ainsi, *Potamophylax* présente toujours un régime alimentaire dominé par la MOPG mais la seconde source de nourriture la plus abondante qui correspond à la MOPF en hiver et printemps est remplacée par des bryophytes en été et automne. Cette présence de bryophytes en fin d'été et automne correspond à la période de développement de ces organismes dans les ruisseaux forestiers. Les bryophytes présentent une préférence pour les ruisseaux de tête de bassin ombragés et leur développement est stimulé par les eaux riches en phosphates (Stream Bryophyte Group, 1999; Allan et Castillo, 2007) or, dans notre étude, les individus de *Potamophylax* ayant consommé des bryophytes provenaient presque en totalité du Lampy qui est le ruisseau traversant un ripisylve à canopée fermée et une concentration

automnale en phosphate trois fois plus importante que le Bergnassonne. En revanche, *Sericostoma* ne présente pas de différence de régime alimentaire avec la saison.

*Ephemera* présentait une majorité de particules fines dans son régime alimentaire, ce qui concorde avec les résultats de Ladle et Radke (1990) qui ont montrés que des individus d'*Ephemera danica* issus de rivières ou d'expérimentation présentaient des contenus digestifs dont la taille des particules était en moyenne de 3,2  $\mu\text{m}$  ( $n=896$ ) avec quelques particules organiques atteignant au maximum 120 $\mu\text{m}$ . Le mode de nutrition de cet animal est à l'origine de ce tri de particules. En effet, *E. danica* crée un courant d'eau dans le terrier en U qu'elle creuse dans le sable et effectue avec ses pattes antérieures une élutriation des particules qui lui permet de se nourrir des particules inertielles du sédiment qu'elle met en suspension dans le courant qu'elle a créé (Ladle et Radke, 1990). Dans son étude du contenu digestif des larves d'*E. danica*, López-Rodríguez *et al.* (2009) estime à 81 % la part de détritits et 18 % la part de matière organique particulaire grossière (MOPG), mais que la part de MOPG augmente avec le stade larvaire. Notre étude confirme ce dernier point mais amène une nuance dans le régime alimentaire des larves qui varie en fonction des saisons. En effet, en hiver, la matière organique particulaire fine (MOPF) correspond à 83 % du contenu digestif alors qu'au printemps la MOPF et la MOPG occupent presque la même place dans le contenu digestif (**Tableau III.16**).

**Tableau III.16** Notes d'affinité de chaque taxon pour les différentes catégories de contenus digestifs et pour chaque saison. Et présence (+) ou absence (-) des différents taxons de proies potentielles : Diptera (D.), Trichoptera (T.), Ephemeroptera (E.), Plecoptera (P.), Coleoptera (C.), Odonata (Od.), Megaloptera (M.), Oligochaeta (Ol.) et organismes d'origine terrestre (Ter.).

Saison	Taxon	MOPF	MOPG	Bryoph.	Algues	Animal	D.	T.	E.	P.	C.	Od.	M.	A.	Ol.	Ter.
Hiver	Gammarus	2	3	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Leuctra	3	2	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Potamophylax	3	5	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Sericostoma	1	5	0	0	2	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ephemera	5	2	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Odontocerum	1	2	0	0	5	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	Hexatoma	0	0	0	0	3	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
	Cordulegaster	0	0	0	0	3	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
Printemps	Gammarus	3	5	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Leuctra	5	2	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Potamophylax	2	5	1	1	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Sericostoma	1	5	0	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ephemera	5	3	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Odontocerum	1	2	0	0	5	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+
	Hexatoma	0	0	0	0	3	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
	Cordulegaster	0	0	0	0	3	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Été	Gammarus	5	2	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Leuctra	5	2	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Potamophylax	0	5	2	0	2	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
	Sericostoma	1	5	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ephemera	5	3	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Odontocerum	1	2	0	0	5	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
	Hexatoma	0	0	0	0	3	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
	Cordulegaster	0	0	0	0	3	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-
Automne	Gammarus	3	3	3	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Leuctra	5	3	2	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Potamophylax	1	5	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
	Sericostoma	1	5	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ephemera	5	2	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Odontocerum	0	0	0	0	3	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-
	Hexatoma	0	0	0	0	3	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
	Cordulegaster	0	0	0	0	3	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-

Pour les prédateurs, l'effet de la saison est moins marqué sauf pour *Cordulegaster*. *Hexatoma* change très peu de proies entre les saisons puisqu'il ingère principalement des chironomes (dans le sédiment) et ceux-ci sont abondants toute l'année. *Cordulegaster* diversifie ses proies en été et automne, il y a une sélection forte des diptères au printemps puisqu'ils représentent la seule source de nourriture des larves de *Cordulegaster*. Ceci est peut-être dû à l'impact des crues sur la granulométrie des sédiments et de la faune qui peut avoir entraîné un repli sur la source de proies la plus abondante. *Odontocerum* présente un comportement d'omnivorie, et, même si les larves de derniers stades larvaires sont davantage prédatrices, la prédation reste non sélective.

Les changements de régimes alimentaires avec la saison peuvent également être expliqués par des changements ontogénétiques. Les larves d'insectes présentent un cycle de développement qui se fait, pour la plus part, en fonction des saisons. Or, en fonction de leur stade larvaire ils présentent des régimes trophiques différents, comme nous avons pu le constater pour *Sericostoma* sp. qui consomme davantage de matière organique particulière fine dans les premiers stades larvaires qui sont moins nombreux en hiver. Cette relation stade larvaire-régime trophique-saison a déjà été étudiée pour d'autres organismes (p.ex. plécoptères : Céréghino, 2006). Ainsi, d'après Céréghino (2006), les changements ontogénétiques de régime alimentaire permettent l'ajustement des exigences des espèces à la dynamique spatiale et temporelle des conditions environnementales (p.ex. disponibilité des sources de nourriture ou interactions biotiques). De plus, la taille des organismes s'accompagne d'une augmentation des dimensions des pièces buccales ce qui permet aux individus de grande taille d'accéder à des sources de nourritures plus grandes et donc de diversifier leur régime alimentaire (Wallace et Merritt, 1980). Cependant dans notre étude, les individus les plus grands ont été sélectionnés, ils ne sont donc pas représentatifs de l'ensemble de l'espèce à chaque saison.

Les régimes alimentaires des espèces varient également en fonction du substrat d'échantillonnage (Fuller et Rand, 1990; Harding, 1997) et du ruisseau de collecte (Fuller et Stewart, 1979). En effet, la composition du substrat a un impact sur le type de nourriture consommée par une espèce puisque la disponibilité et l'abondance des ressources alimentaires varient entre les habitats (Fuller et Rand, 1990; Felten *et al.*, 2008). Dans notre étude le nombre d'individus collectés pour l'étude des contenus digestifs n'était pas suffisant pour permettre de différencier les deux ruisseaux d'étude.

Pour résumer, les variations des régimes alimentaires des invertébrés benthiques observés ont plusieurs explications dont la taille des organismes, la végétation riveraine et la quantité de ressources qui sont trois variables qui différaient entre les saisons.

### III.D.3. Taxa d'intérêt dans l'étude du remaniement sédimentaire de surface

Seules les larves de *Cordulegaster*, *Hexatoma*, *Ephemera*, *Sericostoma* et *Gammarus* ont été retenues comme organismes d'études au cours de ce travail de thèse.

#### *Cordulegaster boltonii*

La larve d'Odonate *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) est, en l'absence de vertébrés un "top prédateur" qui vit dans les zones de dépôt des ruisseaux (Prodon, 1976). Cette larve s'enfouit dans le sédiment, complètement ou en laissant dépasser l'extrémité de l'abdomen, la tête et les pattes antérieures, selon la granulométrie du sédiment, la luminosité ambiante et la vitesse du courant (Prodon, 1976). Plus la granulométrie est fine, plus la larve est enfouie. L'activité de chasse de *C. boltonii* étant plutôt nocturne, la posture de chasse laissant dépasser les yeux s'observe davantage la nuit. Finalement, l'enfouissement de la larve est stimulé lorsqu'un courant faible (de l'ordre de  $5 \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-1}$ ) est appliqué (Prodon, 1976). Ce chasseur à l'affût se cache ainsi de ses proies (macroinvertébrés principalement), et lorsqu'une proie mobile passe à proximité, la larve détend son masque et la proie est dévorée (Pierre-Baroux, 1985; Westfall *et al.*, 1996; d'Aguilar et Dommanget, 1998; Ferreras-Romero et Corbet, 1999). Cette espèce se déplace peu à la surface des sédiments, marchant à la surface du sédiment si elle est à jeun pour aller prospecter une autre zone. Cet invertébré de grande taille (jusqu'à 45 mm de long) se situe parmi les plus gros organismes de ces zones de dépôt, mis à part les poissons ou les écrevisses. Des études antérieures ont montré que cette espèce ne présente pas de comportement agressif intraspécifique susceptible de modifier l'utilisation de l'habitat. En effet, les grandes variations de l'activité posturale au cours du temps entre les individus diminuent les occasions de chasses simultanées (Prodon, 1976; Pierre-Baroux, 1985).

#### *Hexatoma sp.*

La larve de diptère *Hexatoma sp.* (taille jusqu'à 20 mm de long) est prédatrice, pour trouver ses proies elle prospecte le sable en profondeur, elle va donc creuser le sable pour se déplacer (Byers, 1996).

#### *Ephemera danica*

La larve d'Ephémère *Ephemera danica* (Müller, 1764) est un invertébré de taille moyenne (dernier stade larvaire jusqu'à 30 mm de long) omnivore-détritivore, dépositivore qui s'enfouit dans le sable (Armitage et Davies, 1989; López-Rodríguez *et al.*, 2009). Cette larve creuse des terriers en forme de U dans lequel elle crée un courant d'eau en faisant battre ses branchies pour s'oxygéner, mais également pour se nourrir des particules se trouvant en suspension (Eastham, 1939; Austin et Baker, 1988; Ladle et Radke, 1990). *E. danica* utilise ses pattes antérieures pour mettre en suspension les particules se trouvant devant elle et effectuer un tri de ces particules par élutriation (Ladle et Radke, 1990). La zone de dépôt de sédiment est un habitat caractéristique de la larve d'*E. danica* (Percival et Whitehead, 1926). Ces larves présentent un phototropisme négatif (Percival et Whitehead, 1926; Eastham, 1939), qui entraîne l'enfouissement immédiat de la larve en réponse à la présence de lumière (phase de jour).

#### *Sericostoma sp.*

La larve de trichoptère *Sericostoma sp.* (taille jusqu'à 18 mm de long) est un déchiqueteur consommateur de litière qui vit dans un fourreau minéral qu'elle doit trainer lors de ses déplacements. *Sericostoma* se nourrit à la surface du sédiment durant la nuit et reste enfoui dans le sable durant la phase de jour (Elliott, 1969; Wagner, 1990; Wagner, 1991). Cette espèce va donc remanier la surface du sédiment uniquement au cours des phases d'activité nocturnes. Le détail de l'enchaînement de mouvements aboutissant à l'enfouissement de cet organisme a été étudié par Rennerich et Schuhmacher (1983).

#### *Gammarus sp.*

Le crustacé amphipode *Gammarus fossarum* (Koch 1835) est un invertébré de taille moyenne (jusqu'à 20 mm de long) avec une capacité de nage rapide à la surface des sédiments. Cette espèce omnivore est présente, souvent en grande densité, dans les ruisseaux dépendants de la litière foliaire terrestre comme source principale d'énergie. Malgré une absence de capacités fouisseuses, *G. fossarum* peut perturber le sédiment fin déposé par les mouvements permanents d'un grand nombre d'individus à la recherche de nourriture.

### III.E. Conclusion du chapitre

Les zones de dépôt présentent des quantités de matière organique dans et à la surface du sédiment supérieures aux valeurs données dans la littérature. Des variations dans les caractéristiques des zones de dépôt ont été observées entre les saisons aux niveaux morphologiques et faunistiques. Les changements de morphologie des zones de dépôt sont remarquables entre l'hiver et les autres saisons. En hiver, le sédiment est plus fin et contient trois fois plus de matière organique et la quantité de matière organique particulaire présente à la surface du sédiment est également supérieure à cette saison (20 fois plus qu'en été). Cette variation de morphologie après l'hiver peut être en partie expliquée par une réinitialisation de la morphologie des zones de dépôt après les crues printanières. Malgré ces différences morphologiques, l'accumulation de litières et de matières organiques fines, ainsi que le développement de producteurs primaires, tout au long de l'année permettent aux macroinvertébrés consommateurs de végétaux ou de microorganismes d'avoir à disposition une source de nourriture en permanence. Les prédateurs trouvent aussi une ressource en proies importante. Si des différences dans la composition des communautés macrobenthiques sont observées entre l'automne-hiver et le printemps-été, elles sont principalement dues aux cycles de vie plus ou moins synchrones et longs des organismes présents. Par contre, aucune différence n'est relevée dans la diversité fonctionnelle des communautés. Entre les types de ruisseaux, aucune différence de morphologie des zones de dépôt n'est visible, mais des différences en terme de composition faunistique sont mises en évidence. Un suivi de ces zones sur plusieurs années avec une plus grande précision sur leur surface et leur granulométrie permettrait de confirmer le phénomène de réinitialisation de leur morphologie et de la communauté de macroinvertébrés en étudiant des différents stades larvaires présents à chaque saison.





**Chapitre IV. Développement  
méthodologique : quantification du  
remaniement sédimentaire biologique  
de surface**



## Méthode de quantification du remaniement sédimentaire de surface

Le remaniement sédimentaire ayant été très peu étudié en milieu lotique et encore moins en ruisseau, la littérature ne fournit pas de méthode d'étude détaillée du remaniement sédimentaire induit par la macrofaune benthique pour ces milieux. Les contraintes principales de son étude dans les ruisseaux restent la prévalence du courant dans le transport sédimentaire et la granulométrie grossière des sédiments.

### **IV.A. Introduction**

Le rôle des organismes dans le fonctionnement des écosystèmes est un enjeu central dans les disciplines de l'écologie cherchant à comprendre et évaluer les conséquences des changements de biodiversité et environnementaux sur les écosystèmes. L'étude du fonctionnement des écosystèmes est quantifiée, le plus souvent, à travers les taux de transformation et de transfert de carbone et d'énergie induit par les organismes à l'intérieur des réseaux trophiques (Palmer et Febria, 2012). Les organismes influencent également le fonctionnement de l'écosystème à travers des impacts non-trophiques sur les propriétés de l'habitat qui, cependant, restent difficiles à quantifier (Mermillod-Blondin et Rosenberg, 2006; Statzner, 2012). La bioturbation se définit comme les déplacements biologiques de particules (remaniement sédimentaire) et de solutés (ventilation) à la surface et à l'intérieur du sédiment, induits par les activités de la faune (Kristensen *et al.*, 2012). Plusieurs éléments tendent à prouver que la faune lotique, comme les poissons, les têtards et les invertébrés peuvent influencer la distribution et les propriétés du sédiment fin déposé au fond des ruisseaux (Zanetell et Peckarsky, 1996; Moore, 2006; Creed *et al.*, 2010; Marmonier *et al.*, 2012; Sanpera-Calbet *et al.*, 2012; Statzner, 2012). Par ailleurs, l'apport excessif de sédiments dans les cours d'eau sous influence anthropique correspond au principal enjeu pour la biodiversité et pour l'utilisation de l'eau par l'homme (Vorosmarty *et al.*, 2010). Les chercheurs et les gestionnaires doivent donc avoir accès à des méthodes simples pour quantifier précisément le taux de remaniement des particules fines induit par la faune des ruisseaux.

Les études sur la bioturbation en milieu lotique se sont attachées, dans un premier temps, à déterminer l'étendue et la manière dont les organismes benthiques et le courant vont interactivement altérer le dépôt et le transport longitudinal des sédiments (Statzner, 2012). Les

organismes benthiques, comme les animaux fouisseurs, peuvent également affecter la distribution et le transport verticaux du sédiment dans les mouilles et les habitats formés derrière les obstacles (rochers, barrages de débris) (Mermillod-Blondin et Rosenberg, 2006). La faible vitesse de courant et la force d'arrachement limite au sein de ces zones de dépôt permettent aux particules fines minérales et organiques de se déposer. Dans ces conditions, les organismes benthiques pourraient être les principaux agents de la géomorphologie du substrat. Les zones de dépôt sont également des lieux préférentiels d'accumulation de litière végétale et des points chauds de production d'invertébrés dans les ruisseaux (Huryn et Wallace, 1987; Friberg et Larsen, 1998; Dangles, 2002a). La bioturbation peut également affecter le fonctionnement des écosystèmes à travers des effets indirects sur la transformation de la matière organique (Aller, 1988; Mermillod-Blondin et Rosenberg, 2006; Navel *et al.*, 2012). Par exemple, l'activité de bioturbation des invertébrés peut découvrir les feuilles enfouies dans le sédiment accélérant ainsi la consommation de litière par les invertébrés déchetueurs (Creed *et al.*, 2010).

La bioturbation du sédiment fin peut être quantifiée par l'utilisation de différentes approches (pour détail, voir Maire *et al.*, 2008). Les méthodes 1-D (Sun *et al.*, 1991; Mermillod-Blondin, Rosenberg, *et al.*, 2004; Schmidt *et al.*, 2007) et 2-D (Gilbert *et al.*, 2003; Solan, Wigham, *et al.*, 2004) utilisant des traceurs sont les approches les plus communes, elles sont employées sur le terrain ou au laboratoire pour l'étude des sols ou des sédiments marins. Du fait que ces méthodes soient basées sur le carottage et la découpe du sédiment afin de quantifier la distribution verticale du traceur, elles ne sont applicables qu'aux sédiments fins et cohésifs. De plus, elles ne sont pas suffisamment sensibles pour quantifier l'activité de bioturbation des petits organismes du ruisseau qui ont peu de chance d'affecter la redistribution du sédiment très en profondeur. A cet égard, des techniques d'imagerie de surface ont été proposées pour estimer les déplacements animaux horizontaux et les traces d'activité en surface (Hollertz et Duchêne, 2001; Maire *et al.*, 2007; Robert et Juniper, 2012). Cependant, ces techniques ne sont que marginalement utilisées en raison du coût de l'équipement vidéo/téléométrique nécessaire et des limitations logistiques inhérentes.

Dans cette étude, nous présentons une nouvelle méthode de quantification du remaniement sédimentaire de surface dans les zones de dépôt qui allie les avantages des méthodes utilisant des traceurs (simplicité et faible coût) avec ceux des techniques d'imagerie de surface (polyvalence et nature non-destructive). Cette nouvelle méthode a été appliquée à l'évaluation de l'activité de remaniement sédimentaire d'un éventail d'organismes d'eaux

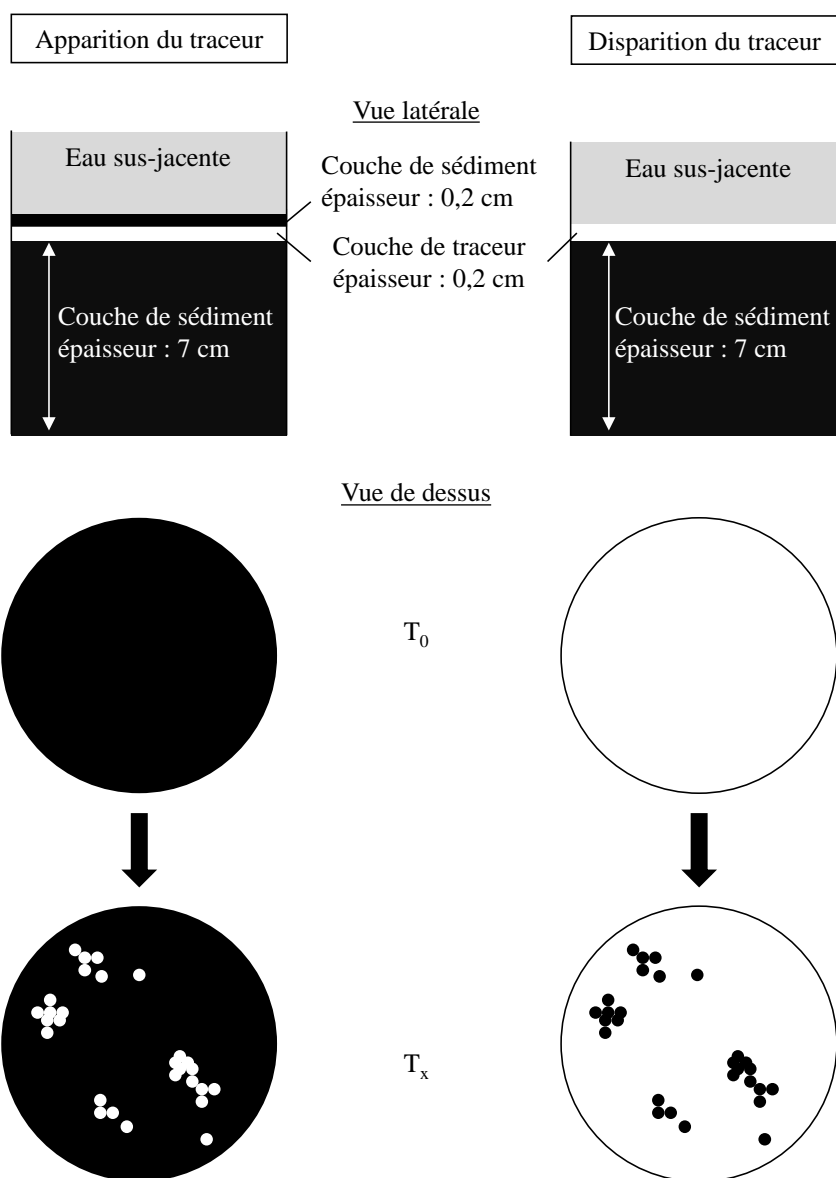
courantes (trois invertébrés et un poisson) en microcosmes de laboratoire mimant une zone de dépôt ou directement sur le terrain à l'intérieur d'une enceinte expérimentale placée dans le ruisseau.

## IV.B. Matériel et méthodes

### IV.B.1. Principes généraux de la méthode

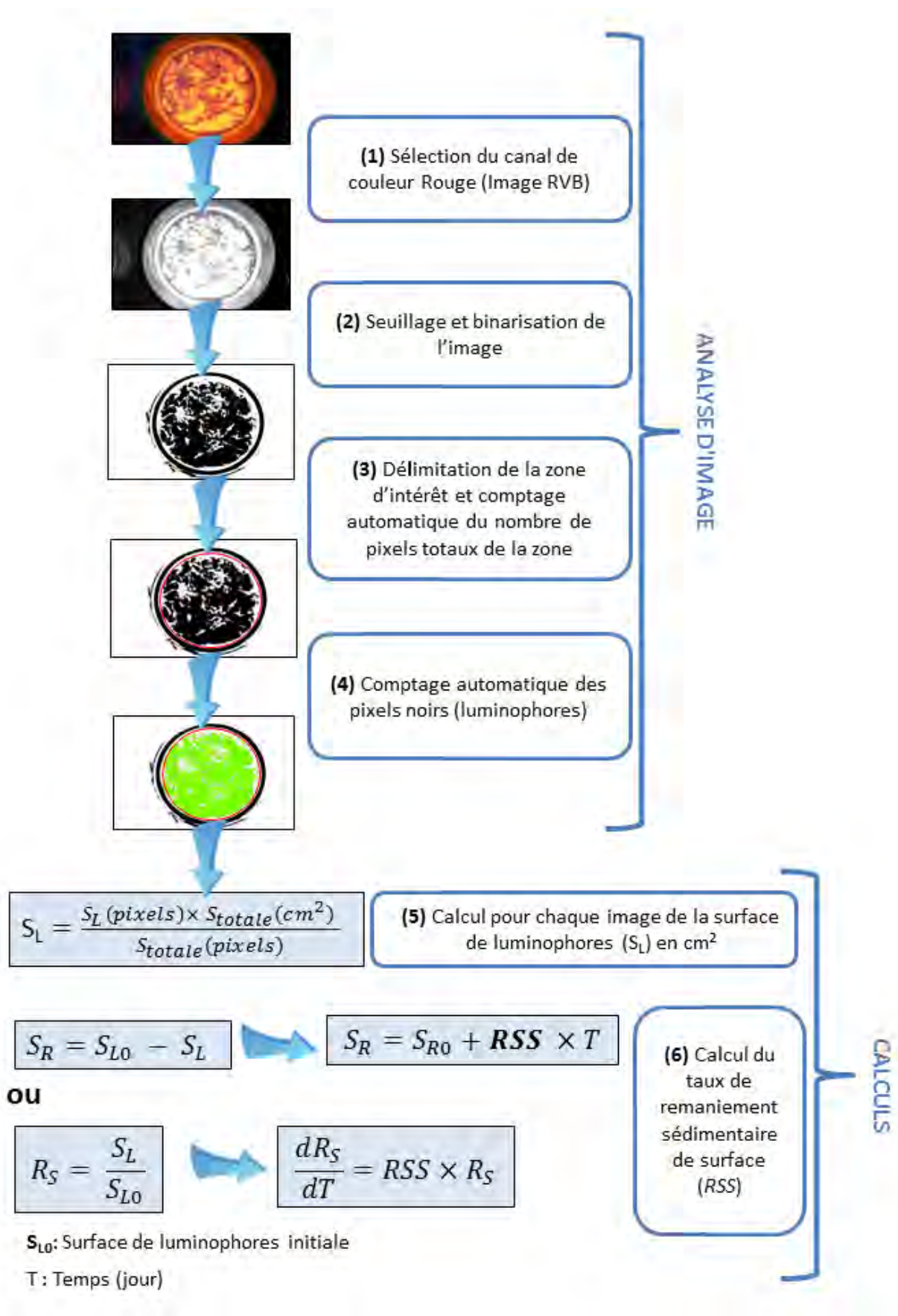
La méthode est basée sur la quantification du remaniement sédimentaire de surface en utilisant des traceurs particuliers inertes. Nous proposons l'utilisation de particules colorées fluorescentes (luminophores ; Partrac Ltd) ou non-fluorescentes (sable bleu utilisé pour l'aquariophilie). La gamme de taille du traceur doit être choisie pour correspondre à la granulométrie du sédiment du système d'étude (**Tableau IV.1**). La position relative de la couche de traceur par rapport aux particules sédimentaires conditionne le mode de mesure du remaniement sédimentaire (**Figure IV.1**). L'apparition du traceur sera évaluée quand la couche de traceur est incorporée en sub-surface du sédiment alors que la disparition du traceur se mesure lorsque le traceur a été placé en surface. Dans les deux cas, la couche de traceur devait être fine (environ 2mm d'épaisseur) et uniformément distribuée sur la surface de l'habitat.

La quantification optique permet la détermination de la surface occupée par le traceur à tout moment. Cette approche non-destructive provoque une perturbation minimale aux microcosmes, ce qui permet des mesures répétées au cours du temps. De plus, elle ne requiert pas l'acquisition d'équipement coûteux ou spécifique. Ici, nous avons utilisé un modèle d'appareil photo numérique "grand public" (Canon EOS 20D) monté sur un tripode qui peut être déplacé rapidement d'une unité expérimentale à une autre. Les photos de la surface des sédiments ont été prises sous lumière ambiante lors de l'utilisation du sable coloré non-fluorescent. Un éclairage ultra-violet ( $\lambda$  : 365 nm) portatif a été utilisé dans des conditions d'obscurité afin de rendre fluorescents les luminophores.



**Figure IV.1** Représentation schématique du principe des deux méthodes de quantification du traceur : apparition (gauche) et disparition (droite) du traceur. Les vues latérales montrant l'agencement des couches des différents matériaux et les vues de dessus au commencement ( $T_0$ ) et au cours de l'expérience ( $T_x$ ).

Les photos ont été traitées en utilisant un logiciel d'analyse d'images tel qu'Image-Pro Plus (MediaCybernetics, Inc) ou Image J (National Institutes of Health, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>). Les canaux de l'image ont tout d'abord été séparés en couleurs RVB (Rouge, Vert, Bleu) ou TSV (Teinte, Saturation, Valeur), et le canal permettant la meilleure distinction entre les pixels "traceur" et "sédiment" ont été sélectionnés (**Figure IV.2**, étape 1). Les canaux Rouge et Teinte ont été sélectionnés respectivement pour les luminophores oranges et le sable bleu. Une binarisation de ces images prétraitées a ensuite été appliquée pour séparer les deux types de pixels (**Figure IV.2**, étape 2).



**Figure IV.2** Déroulement du traitement d'image pour obtenir le taux de remaniement sédimentaire de surface par la méthode de disparition des traceurs. Les différentes étapes sont numérotées de 1 à 6.

Une zone d'intérêt sur l'image a été définie pour délimiter la surface du microcosme (**Figure IV.2**, étape 3) et un comptage automatique des pixels a ensuite été réalisé afin d'estimer la surface occupée par le traceur (**Figure IV.2**, étapes 4 et 5). La surface restante constituée par les particules de sédiment (non-traceur) a été calculée comme la différence entre la surface totale de la zone d'intérêt moins la surface occupée par le traceur (**Figure IV.2**, étape 5). La surface occupée par le traceur (quantification de l'apparition) ou par le sédiment (quantification de la disparition) a été estimée au cours du temps pour déterminer le taux de remaniement sédimentaire. Si nécessaire, les valeurs pour les microcosmes avec organismes peuvent être corrigées par la perturbation du sédiment induit par la manipulation de microcosmes sans animaux (contrôles). Les taux de remaniement sédimentaire de surface ( $RSS$ , exprimés en  $\text{cm}^2.\text{jour}^{-1}$ ) dans chaque microcosme ont été calculés comme la pente de la régression linéaire de la surface remaniée ( $\text{cm}^2$ ) en fonction du temps (jour) obtenue par la méthode des moindres carrés (**Figure IV.2**, étape 6).

## IV.B.2. Tests expérimentaux

### IV.B.2.a. Expériences en laboratoire

Nous avons déterminé le taux de remaniement sédimentaire de surface de quatre organismes, taxonomiquement différents, suspectés d'influencer de différentes manières la répartition et le remaniement du sédiment déposé. Le crustacé amphipode *Gammarus fossarum* (Koch 1835) possède une capacité de nage rapide à la surface des sédiments (voir description du taxon au **Chapitre III.D.3**). Malgré une absence de capacités fouisseuses, *G. fossarum* peut perturber le sédiment fin déposé par les mouvements permanents et la recherche de nourriture d'un grand nombre d'individus. La larve de trichoptère *Sericostoma* sp. affecte préférentiellement la distribution du sédiment fin à travers son comportement fouisseur et l'utilisation du sable pour bâtir son fourreau (voir description du taxon au **Chapitre III.D.3**).

La larve d'Odonate *Cordulegaster boltonii* (Donovan 1807) est un prédateur à l'affût qui s'enfouit dans le sédiment (voir description du taxon au **Chapitre III.D.3**). Du fait de sa taille importante (jusqu'à 4 cm de long) et du changement fréquent de zone de chasse, le remaniement sédimentaire induit par cette espèce peut être considérable. La loche franche (*Barbatula barbatula* L. 1758) est un petit poisson (jusqu'à 21 cm de long, taille moyenne durant l'expérience : 10 cm) habitant les ruisseaux dont le fond est constitué de gravier et



sable. Elle fouille le sédiment pour se cacher et se nourrir par succion d'une grande quantité de sédiment, extrayant les petits invertébrés benthiques et recrachant le sédiment.

Les invertébrés (*G. fossarum*, *Sericostoma* sp. and *C. boltonii*) ont été collectés à l'aide d'un filet dans les zones de dépôt de ruisseaux forestiers de faible ordre situés en Montagne Noire (Sud-Ouest de la France). Les plus grands individus disponibles lors de l'échantillonnage, généralement de stades intermédiaires, sont conservés pour l'expérimentation. Les loches franches ont été collectées par pêche électrique dans la rivière Saudrune (Sud-Ouest de la France).

Les organismes utilisés lors des expérimentations en laboratoire ont été acclimatés dans une pièce à température contrôlée avec un cycle jour-nuit de 12h-12h durant une semaine. La température a été définie proche des valeurs rencontrées dans les ruisseaux lors de la collecte des organismes (10°C pour les invertébrés, 20°C pour le poisson ; **Tableau IV.1**). Les organismes ont été ensuite placés dans des microcosmes contenant du sédiment et de l'eau du ruisseau puis enrichis avec des sources de nourriture. Les microcosmes de laboratoire consistaient pour les invertébrés en des bassines rondes à fond plat (24 cm de diamètre et 15 cm de haut) et, pour le poisson, en des aquariums en verre opaque (40 cm de long, 25 cm de large, 25 cm de haut). *G. fossarum* et *Sericostoma* sp. ont été alimentés avec quatre feuilles d'aulne incubées 5 jours dans un ruisseau pour permettre le conditionnement microbien. Les larves de *C. boltonii* ont été nourries avec 40 amphipodes *G. fossarum* vivants. Les *B. barbatula* ont été nourris avec des *Chironomus* sp. morts cachés dans le sédiment. La densité des organismes dans les microcosmes variait entre 66 et 972 ind.m<sup>-2</sup> pour les invertébrés et 10 ind.m<sup>-2</sup> pour le poisson. Ces densités étaient généralement plus élevées que les densités naturelles moyennes déterminées à l'échelle du ruisseau mais étaient en accord avec les densités observées à l'échelle du microhabitat (zone d'accumulation) en période d'étiage. La mortalité des animaux a été observée à la fin de chaque expérience ; de plus, les invertébrés servants de proies au cours de l'expérience avec *C. boltonii* ont été comptés tous les jours.

**Tableau IV.1** Conditions expérimentales utilisées pour quantifier le remaniement sédimentaire de surface. Pour la communauté du ruisseau Lampy, seules les principales espèces supposées être impliquées dans le remaniement de surface sont indiquées ainsi que leur densité moyenne ( $\pm$ ES) respectives. Pour plus d'informations sur les espèces, se référer au texte.

Espèces	Type d'expérience	Densité des animaux (ind. m <sup>-2</sup> )	Nombre de répliques	Type de microcosme	Durée de l'expérience (jours)	Type de quantification	Surface de l'unité expérimentale (cm <sup>2</sup> )	Température (°C)	Gamme de taille du sédiment ( $\mu$ m)	Type de traceur	Taille du traceur ( $\mu$ m)
<i>Gammarus fossarum</i>	lab.	774	3	cuvette circulaire à fond plat	10	apparition du traceur	452	10	300-800 (80 %)	Luminophores oranges	300-800
<i>Cordulegaster boltonii</i> larve	lab.	66	3	cuvette circulaire à fond plat	13	apparition du traceur	452	10	300-800 (80 %)	Luminophores oranges	300-800
<i>Sericostoma</i> sp. larve	lab.	144	6	cuvette circulaire à fond plat	10	disparition du traceur	346	10	300-800 (80 %)	Luminophores oranges	300-800
<i>Barbatula barbatula</i>	lab.	10	8	aquarium prismatique	10	disparition du traceur	1000	20	1000-2000	Sable bleu foncé	1000-2000
<i>Hexatoma</i> sp. larve	terrain	352 $\pm$ 229	4	enceinte circulaire	15	disparition du traceur	298	14	275-1900 (90 %)	Luminophores oranges	300-800
<i>C. boltonii</i> larve		9 $\pm$ 8									
<i>Odontocerus albicorne</i> larve		114 $\pm$ 48									
<i>Sericostoma</i> sp. larve		17 $\pm$ 10									

Le fond des microcosmes a été rempli d'une couche de substrat sableux de 5 à 7 cm d'épaisseur (**Tableau IV.1**). Nous avons utilisé du sable collecté sur une barre sédimentaire de la Garonne et tamisé sur un tamis de 2 mm de maille dans les expériences d'invertébrés ou du sable de quartz blanc commercial dans les expériences avec le poisson (**Tableau IV.1**). Une couche de 2 mm de traceur (luminophore orange ou sable bleu) a ensuite été ajoutée soit au-dessus du sédiment soit en sub-surface (**Tableau IV.1**; **Figure IV.1**). De l'eau du ruisseau filtrée a été ajoutée goutte à goutte dans les microcosmes afin d'éviter la perturbation du sédiment. La hauteur d'eau n'excédait pas 4 cm dans les microcosmes d'invertébrés et 20 cm dans les microcosmes "poisson" de manière à assurer une ré-aération passive de l'eau et ainsi limiter la réduction de l'oxygène à la surface des sédiments.

Les expériences contiennent aussi des microcosmes contrôles, sans organismes, pour quantifier le déplacement de traceur dû à la manipulation ou à la gravité. Des photos ont été prises verticalement au-dessus de chaque microcosme sous la lumière appropriée. Les feuilles des microcosmes avec *G. fossarum* et *Sericostoma* sp. ont été retirées avant la photographie puis remplacées juste après.

#### ***IV.B.2.b. Expérimentation de terrain***

Une expérience de terrain a été menée dans un ruisseau naturel afin d'estimer le taux de remaniement sédimentaire d'une communauté naturelle. Le ruisseau du Lampy (Montagne Noire, Sud-Ouest, France), un ruisseau de faible ordre, froid, a été choisi pour ses communautés d'invertébrés diverses et la présence de grandes zones de dépôts (0,04 à 3 m<sup>2</sup>) faites de substrat sableux. Les larves d'*Hexatoma* (Diptera ; Latreille, 1809), *C. boltonii* (Odonata), *Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763) et *Sericostoma* sp. (Tricoptera), étaient les principales espèces potentiellement impliquées dans le remaniement sédimentaire (**Tableau IV.1**).

Une fraction (283,5 cm<sup>2</sup> : 1-70 % de la superficie de la zone de dépôt) de chaque zone de dépôt ( $n=4$ ) a été isolée du reste du ruisseau en utilisant un tube en PVC (20 cm de diamètre extérieur et de 30 cm de long) placé en position verticale et inséré 7 cm en profondeur dans le sédiment (**Figure IV.3**). La partie supérieure du tube était à 10-15 cm au-dessus de la surface de l'eau afin d'éviter la pénétration par surverse et de faciliter la prise de photos dans l'obscurité. Une large ouverture (21 cm de long, 3,5 cm de hauteur) a été effectuée à mi-hauteur de la partie immergée du tube et recouverte par un filet en nylon de maille de 250  $\mu$ m, elle permettait d'assurer le renouvellement de l'eau tout en limitant les

échanges de macrofaune. Les enceintes ont été ancrées par des barres de fer enfoncées dans le fond de la rivière. Une couche mince ( $\sim 2$  mm) et uniforme de luminophores oranges a été déposée à la surface du sédiment au début de l'expérience. Des photos ont été prises au-dessus de chaque microcosme aux jours 0, 4, 8, 11 et 15. Les photos numériques ont été prises sous lumière ultra-violette ( $\lambda$  : 365 nm ; lampe UV portative) à l'aide d'un appareil photo numérique (Canon EOS 20D) de 8,2 Mpixel monté sur un trépied. La condition d'obscurité requise pour l'utilisation de la lumière a été assurée par une bâche opaque enveloppant le microcosme et l'appareil photo. Pour estimer le déplacement des luminophores en l'absence de la faune, des lots de sédiments naturels du ruisseau Lamy ont été rapportés au laboratoire. Après avoir été congelé pour tuer la faune, le sédiment a été utilisé pour effectuer le contrôle des microcosmes et a été traité de la même manière que dans les expériences en laboratoire avec des invertébrés. En l'absence de faune, la disparition du traceur de la surface de sédiment est négligeable.

#### ***IV.B.2.c. Statistiques***

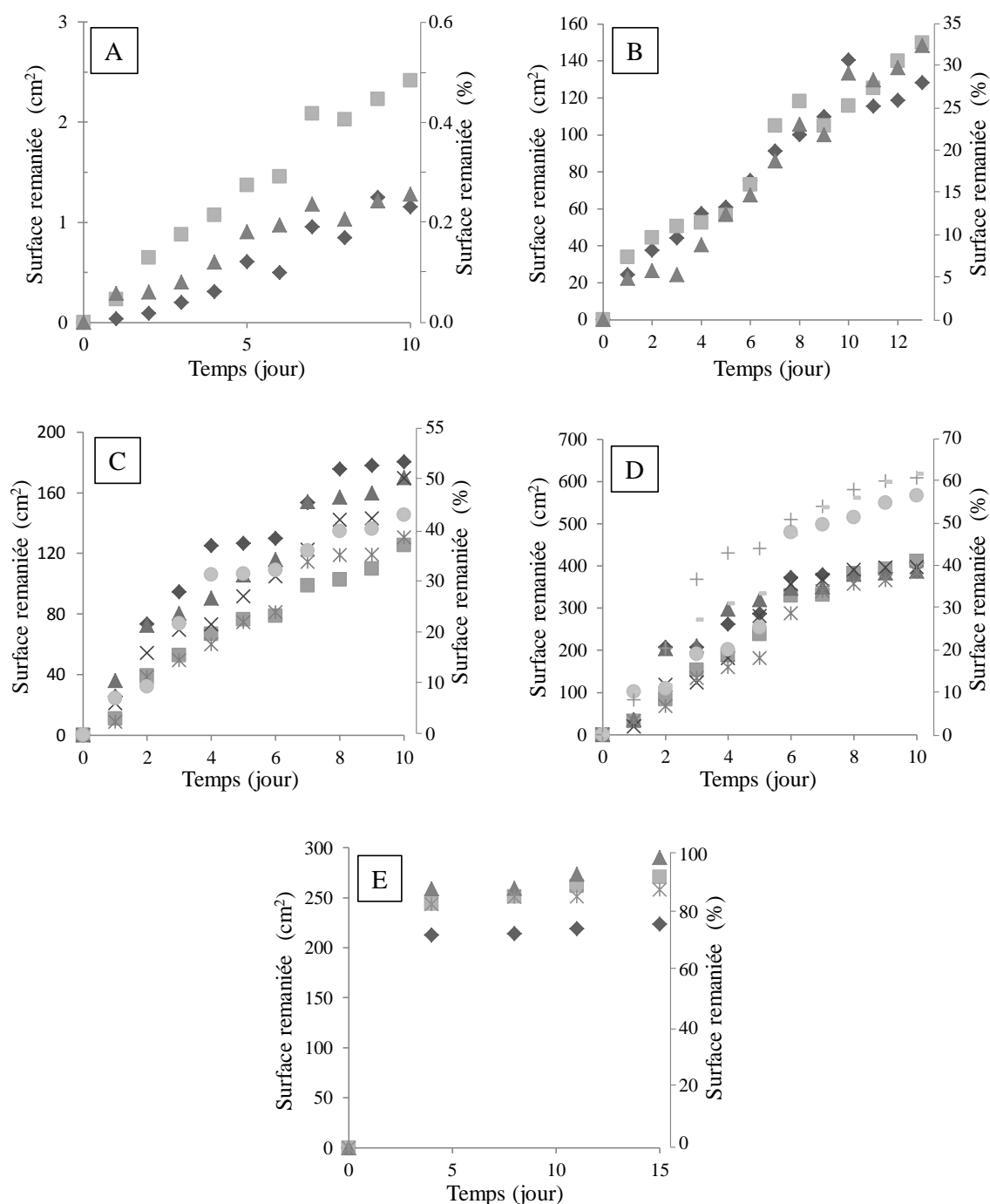
Des régressions linéaires par la méthode des moindres carrés ont été réalisées dans R (R Development Core Team, 2011) afin d'estimer les taux de remaniement sédimentaire de surface pour chaque unité expérimentale. La pente est calculée pour la partie linéaire initiale de chaque courbe (**Tableau IV.2**).



**Figure IV.3** Quantification du remaniement sédimentaire *in situ*. Acquisition de l'image et enceinte.

### IV.C. Résultats et comparaison des modèles utilisés

Des perturbations du sédiment sont détectées peu après que les animaux aient été introduits dans des microcosmes (jour 0). A 4 jours, la surface moyenne remaniée varie de 0,7 cm<sup>2</sup> (0,1 % de la surface totale expérience) avec *G. fossarum* à 240 cm<sup>2</sup> (85 %) avec la communauté naturelle (**Figure IV.4**). La surface des sédiments remaniés augmente régulièrement avec le temps et la pente diminue progressivement jusqu'à devenir nulle lorsqu'environ 75 % de la surface microcosme a été retravaillée (**Figure IV.4**). La rupture de linéarité apparaît au jour 6 dans l'expérience avec *B. barbatula* (**Figure IV.4.E**). Au contraire, nous avons constaté une augmentation assez linéaire de la surface remaniée pour les microcosmes avec *G. fossarum* (**Figure IV.4.A**), *C. boltonii* (**Figure IV.4.B**) et *Sericostoma* (**Figure IV.4.D**) tout au long des expériences. Lors de l'expérience avec *C. boltonii*, le nombre d'individus de *G. fossarum* décline rapidement et aucune proie n'est retrouvée après 10 jours. Le taux de remaniement sédimentaire mesuré lors des trois derniers jours de l'expérience ne change pas, confirmant le rôle mineur des proies dans le remaniement sédimentaire. De plus, le taux de remaniement sédimentaire de *G. fossarum* est suffisamment faible (**Tableau IV.2**) pour présumer que la bioturbation observée est déterminée par *C. boltonii*. Au cours de l'expérience de terrain, un seuil apparaît seulement quatre jours après le début de l'expérience (240 cm<sup>2</sup>; 85 %; **Figure IV.4.C**). Le taux de remaniement sédimentaire de surface *RSS* est estimé comme la valeur de la pente initiale de la droite de régression de la surface remaniée en fonction du temps (jour). Les valeurs élevées du R<sup>2</sup> (R<sup>2</sup>>0,78) confirment la pertinence du modèle de régression linéaire. Le taux de remaniement sédimentaire de surface varie de plus de 2 ordres de grandeur, soit de 0,2 à 60 cm<sup>2</sup>.jour<sup>-1</sup> pour les expériences avec *G. fossarum* et *B. barbatula* respectivement (**Tableau IV.2**). Les différences interspécifiques dans les capacités de remaniement sédimentaire deviennent encore plus évidentes si l'on considère un *RSS* par individu (**Tableau IV.2**).



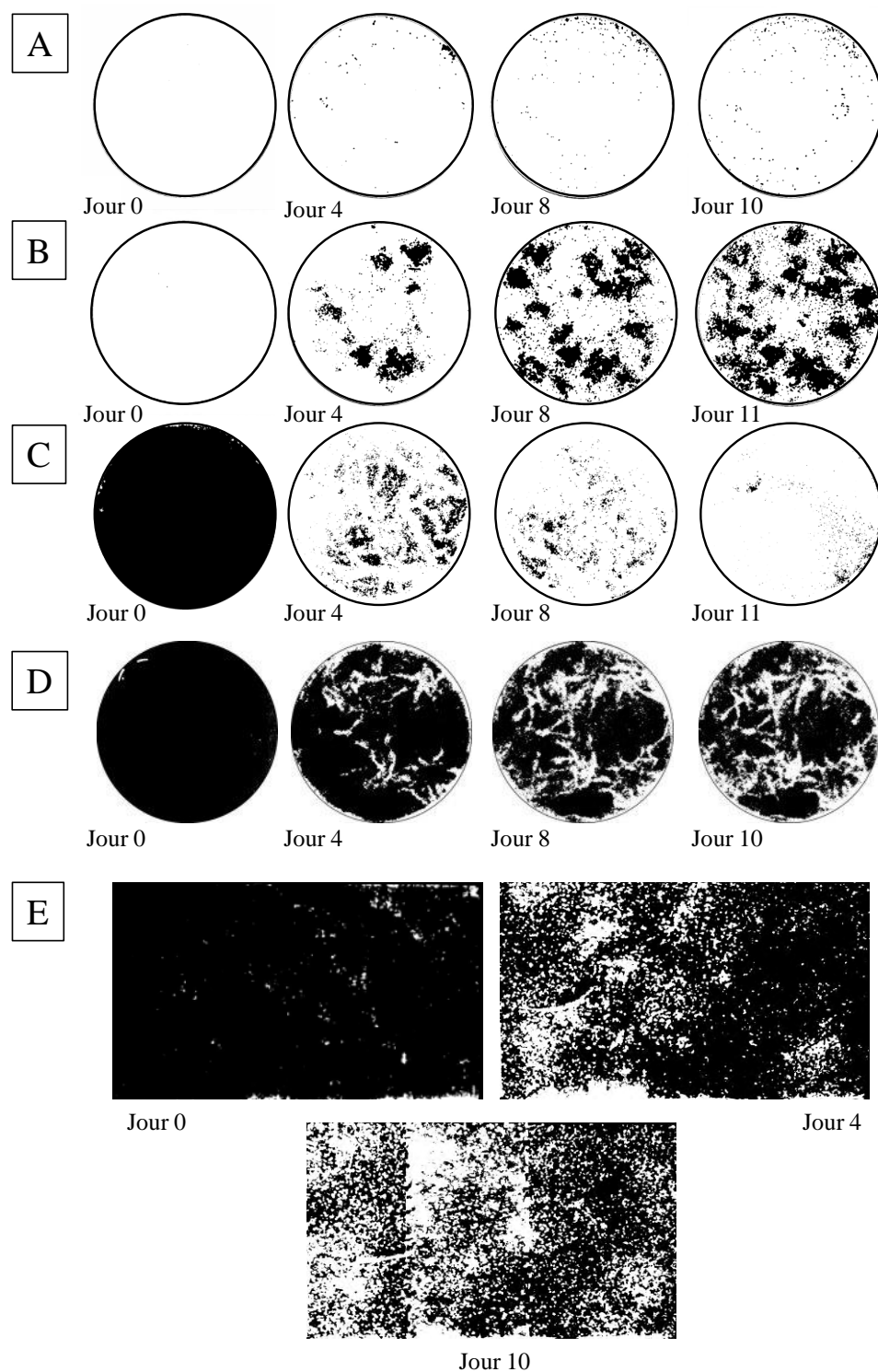
**Figure IV.4** Surface de sédiment remaniée (en  $\text{cm}^2$  et pourcentage de la surface totale) en fonction du temps, pour chaque unité expérimentale des cinq expériences. Les différents symboles représentent les répliques. Expérience avec (A) : *Gammarus fossarum* ( $n=3$ ), (B) : *Cordulegaster boltonii* ( $n=3$ ), (C) : *Sericostoma* sp. ( $n=6$ ), (D) : *Barbatula barbatula* ( $n=8$ ) et (E) : Communauté du ruisseau Lampy (expérience in situ) ( $n=4$ ). Les détails sur les conditions expérimentales sont donnés dans le Tableau VI.1. A noter que les échelles ne sont pas identiques entre les différents graphiques.

**Tableau IV.2** Coefficient de remaniement sédimentaire de surface ( $RSS$ , en  $\text{cm}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ ) déterminé comme la pente de la droite de régression linéaire de la surface remaniée ( $\text{cm}^2$ ) en fonction des jours. Seules les données situées sur la partie linéaire initiale de la courbe ont été conservées pour les calculs. Comme un seul point de données pour l'expérience sur le terrain recoupe les critères d'inclusion, le  $RSS$  a été estimé comme étant la pente de la droite de régression passant par l'origine et le  $R^2$  est égal à un. Les valeurs moyennes de  $RSS$  par expérience sont données. L'erreur standard et la gamme de variation des  $R^2$  représentent la variabilité entre les unités expérimentales. Le  $RSS$  per capita a été calculé comme le rapport du  $RSS$  sur le nombre d'animaux par microcosme pour les expériences en laboratoire. Il n'a pas été calculé (NC) pour la communauté du ruisseau Lampy.

Espèces ou communauté	$RSS$	Période de tendance linéaire	$R^2$	$RSS$ per capita
	( $\text{cm}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ )	(jours)	min-max du coefficient	( $\text{cm}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ )
<i>Gammarus fossarum</i>	0,2±0,1	10	0,91 - 0,98	6,25 $10^{-3}$
<i>Cordulegaster boltonii</i> larve	11,8±0,3	13	0,89 - 0,98	3,93
<i>Sericostoma</i> sp. larve	17,1±2,8	10	0,78 - 0,98	3,42
<i>Barbatula barbatula</i>	63,5±15,1	6	0,87 <sup>‡</sup> - 0,98	63,5
Communauté du ruisseau Lampy	60,0±4,2	4	1	NC

Remarque : Les modèles de régression linéaires étaient tous significatifs ( $p < 0,001$ , sauf ‡ pour lequel  $p < 0,01$ )

En plus de la différence dans les taux de remaniement sédimentaire, des différences dans le mode de remaniement sédimentaire ont été observées (**Figure IV.4**). *G. fossarum* (**Figure IV.4.A**) et *B. barbatula* (**Figure IV.4.E**) perturbent les particules de sédiments d'une manière assez uniforme, surtout lorsqu'on les compare aux patchs de remaniement causées par *C. boltonii* (**Figure IV.4.B**). Les larves de *Sericostoma* sp. créent, quant à elles, un réseau de traces en forme de sillon (**Figure IV.4.D**). Les images de l'expérience sur le terrain suggèrent que les motifs en réseau dominant dans les communautés naturelles constituées d'un mélange de différentes espèces.



**Figure IV.5** Echantillons d'images de la surface du sédiment provenant des cinq expériences. Expérience avec (A) : *Gammarus fossarum*, (B) : *Cordulegaster boltonii*, (C) : Communauté du ruisseau Lampy (expérience in situ), (D) *Sericotoma* sp. et (E) : *Barbatula barbatula*. Les pixels noirs représentent les traceurs. Les détails sur les conditions expérimentales sont donnés dans le Tableau VI.1.



## IV.D. Discussion

Les organismes benthiques sont connus pour leur capacité à modifier les propriétés des sédiments dans les eaux douces. Pourtant, la recherche dans ce domaine a été freinée par les interactions complexes entre les processus biologiques et physiques ainsi que les difficultés méthodologiques (Covich *et al.*, 1999; Mermillod-Blondin et Rosenberg, 2006; Statzner, 2012). La méthode présentée dans cette étude est susceptible d'être un outil important pour l'étude du remaniement sédimentaire à différents niveaux d'organisation, de l'individu aux communautés. L'utilisation des traceurs optiques en fait l'une des approches les plus adaptées pour évaluer les effets des organismes benthiques sur les sédiments grossiers souvent non-cohésifs. Toutefois, les méthodes "traditionnelles" de quantification du remaniement sédimentaire, couramment utilisées dans les sédiments marins fins, évaluant le remaniement vertical à l'aide de traceurs (p. ex. Gerino *et al.*, 1998; Berg *et al.*, 2001; Gilbert *et al.*, 2007) sont basées sur un échantillonnage par carottage. Cette méthode par carottage requiert le découpage des carottes en fines couches afin de connaître la distribution en profondeur des traceurs, cette découpe est difficile avec les sédiments grossiers non-cohésifs (faible résolution de découpe et mouvements verticaux de traceurs pendant l'étape de découpage) rendant la mesure de remaniement moins fiable. Passer d'une évaluation du remaniement sédimentaire en profondeur à un remaniement sédimentaire de surface est également justifié lorsque sont étudiés les habitats sédimentaires peu profonds, tels que les zones de dépôt dans les ruisseaux qui sont principalement colonisés par une faune épibenthique. Comme le montre cette étude, les organismes n'ont pas besoin d'aller en profondeur dans les sédiments pour provoquer des perturbations détectables du sédiment dans les ruisseaux (Statzner, 2012). Finalement, la principale force de la méthode proposée ici réside, peut-être, dans sa simplicité et son rapport coût-efficacité. Du sable coloré, un appareil photo numérique et de simples accessoires (lampe UV, trépied, bâche) sont suffisants pour quantifier les perturbations de surface du sédiment par une série d'animaux de taille et de comportement contrastés.

*G. fossarum* possède de loin la capacité de remaniement sédimentaire de surface la plus faible. En effet, chaque individu n'a déplacé que quelques grains de sable tous les jours, et pourtant la surface remaniée cumulée suit une augmentation linéaire nette dans le temps. Il est à noter que cette étude n'a pas pour vocation d'évaluer la variabilité interspécifique du taux de remaniement sédimentaire et les différences de conditions expérimentales (p. ex. température, taille de traceur, densité d'organismes) peuvent expliquer en partie les variations dans les valeurs de RSS par individu rapportées dans le **Tableau IV.2**.

La sensibilité de détection doit probablement être plus élevée lorsque les traceurs sont déposés en sub-surface et que l'apparition du traceur est mesurée comme dans l'expérience avec *G. fossarum*. En effet, l'apparition de quelques particules traçantes est mieux détectée sur un fond sombre (sédiment naturel), alors que la disparition de quelques particules traçantes sur un fond saturé (coloré) ne peut être quantifiée avec précision en raison notamment d'un halo entourant les traceurs fluorescents. Néanmoins, que ce soit pour la quantification de l'apparition ou de la disparition, des estimations convergentes des taux de remaniement sédimentaire de surface ont été montrées lors d'une expérience comparative utilisant *G. fossarum* ( $3,44 \pm 0,3$  et  $3,42 \pm 0,2$  cm<sup>2</sup>. j<sup>-1</sup> pour l'apparition et la disparition respectivement ; moyenne  $\pm$  écart-type ;  $n=2$ ). En fait, le choix des méthodes se base également sur des considérations pratiques. La méthode de disparition est certainement la meilleure option pour les études sur le terrain du fait de sa simplicité et de la faible perturbation des communautés benthiques comparée à la méthode d'apparition qui nécessite l'addition de plusieurs couches de particules (traceur + sable).

Contrairement aux outils de cartographie sophistiqués qui sont réservés aux environnements bien contrôlés, tels que les microcosmes de laboratoire (p. ex. Maire *et al.*, 2007) ou les complexes et coûteux observatoires des fonds marins (Robert et Juniper, 2012), la méthode des traceurs optiques, proposée ici, peut être facilement utilisée dans les conditions *in-situ*. En plus d'évaluer l'importance de la bioturbation au niveau des écosystèmes, des études sur le terrain pourraient également être effectuées pour évaluer la santé des écosystèmes (Palmer et Febria, 2012). Il est évident que la sédimentation, la pollution de l'eau, et la perte de biodiversité induite par l'action humaine peuvent affecter le taux de remaniement sédimentaire (p. ex. Mazik et Elliott, 2000; Mulsow *et al.*, 2002; Lagauzère *et al.*, 2009). Les résultats indiquent que l'activité biologique peut soutenir un taux élevé de remaniement sédimentaire de surface dans les zones de dépôt des ruisseaux sains (comme dans le cas de notre étude). Toutefois, la prudence s'impose avant l'élaboration de toute généralité à partir de nos résultats, notamment parce que l'activité de la faune a pu être modifiée en raison de l'utilisation d'enceintes pour isoler les zones étudiées. L'utilisation d'enceintes est facultative même s'il présente de nombreux avantages tels que la délimitation d'une zone, la modération de l'impact des facteurs physiques sur le mouvement des sédiments, et l'amélioration des conditions d'obscurité. D'autres études pourraient donc être menées sur une plus grande superficie sans enclos comme les mouilles isolées l'été.

Notre méthode ne fournit qu'une estimation du taux de bioturbation immédiat puisque l'intégration des perturbations du sédiment dans le temps est limitée à la partie linéaire initiale de la relation surface remaniée en fonction du temps. Dans notre plan expérimental (c.-à-d. espèces et densités utilisées), le remaniement sédimentaire de surface se produit à un taux constant durant environ 1 semaine. Au-dessus de 75 % de surface remaniée, le traceur et le sédiment sont bien mélangés de sorte qu'une perturbation des sédiments supplémentaire ne peut pas être quantifiée avec précision. L'apparition d'un tel seuil a des implications importantes pour la conception des expériences. Comme l'illustre le manque de données initiales (pas de photo prise entre 0 jour et le jour 4) dans l'expérience de terrain, le pas de temps d'acquisition des images ne doit pas être trop grand sinon la partie linéaire initiale ne peut pas être correctement évaluée. Dans tous les cas d'étude présentés ici, la capture d'images quotidiennes semble être le pas de temps le plus approprié.

Les images acquises lors des expériences peuvent être utilisées pour l'évaluation qualitative des effets sur la distribution des sédiments spécifiques à chaque espèce. Différents modes de perturbation peuvent être déterminés aisément par l'analyse visuelle des images (**Figure IV.4**). Une telle approche fonctionnelle a déjà été utilisée pour définir cinq grandes catégories d'organismes remanieurs dans les sédiments cohésifs en utilisant la quantification du remaniement vertical (François *et al.*, 2001). De même, des groupes fonctionnels peuvent être déterminés sur la base du mode de remaniement de surface.

#### **IV.E. Conclusion du chapitre**

La nouveauté apportée réside dans la mise en place d'un protocole de quantification du remaniement sédimentaire dans des sédiments non-cohésifs en se basant sur le mouvement des particules, non plus en profondeur, mais au travers de la surface des sédiments. Cette méthode, qui est développée pour les sédiments non-cohésifs de rivières peut également venir en complément des méthodes verticales classiques.

La grande contrainte de cette méthode réside dans le fait qu'elle n'est applicable, dans le cas des ruisseaux de tête de bassin, qu'en zone de dépôt où le courant est susceptible d'être moins rapide et la granulométrie plus fine. Il est donc nécessaire de mieux connaître ces habitats. Cependant, ces zones ont été très peu décrites physiquement et biologiquement dans la littérature et leur fonctionnement reste à étudier.



## **Chapitre V. Etude de l'impact de la variation de végétation riveraine sur l'écologie des zones de dépôt**



## Etude de l'impact de la variation de végétation riveraine sur l'écologie des zones de dépôt

Dans le **Chapitre III** nous avons montré que la variation saisonnière des conditions environnementales avait un impact sur la composition des communautés macrobenthiques dans les zones de dépôt des ruisseaux étudiés. Par ailleurs, un effet de l'ouverture de canopée a été mis en évidence sur la communauté macrobenthique au niveau taxonomique et des traits bioécologiques rencontrés. Suite à ces constats, l'effet d'un changement de canopée nous a paru être un facteur suffisant, dans ces ruisseaux préservés d'autres impacts anthropiques, pour engendrer une variation fonctionnelle des écosystèmes de zones de dépôt. Le lien entre la végétation riveraine et le ruisseau concerne de nombreux flux de matière et d'énergie qui sont parfois fondamentaux dans le fonctionnement de l'écosystème (p. ex. apports allochtones de matière organique, Cummins, 1974). Les facultés d'accumulation de matière des zones de dépôt les rendent particulièrement sensibles à une variation de ces flux provenant de la zone riveraine.

Pour étudier le fonctionnement de ces micro-habitats, deux processus ont été choisis :

- la décomposition des litières végétales puisqu'il s'agit du processus le plus étroitement lié à un changement de la ripisylve ;
- le remaniement sédimentaire de surface qui serait lié à un changement dans l'ingénierie écologique induite par des organismes présents dans ces zones de faible courant.

### **V.A. Introduction**

Dans les ruisseaux de tête de bassin, le couvert forestier riverain régule la température de l'eau et la production primaire à travers l'interception de la lumière mais aussi, les apports de matière organique allochtones aux consommateurs aquatiques. Ainsi, la perte de la ripisylve, causée par la coupe à blanc des forêts au bord des cours d'eau, provoque une augmentation locale de la température de l'eau et de la production primaire et diminue ainsi la dépendance des réseaux trophiques aquatiques à des sources de carbone allochtones (Bilby et Bisson, 1992; Clapcott et Barmuta, 2010). L'impact des opérations forestières peut persister

pendant des décennies après la perturbation, même après que la ripisylve soit revenue à l'état mature (Harding *et al.*, 1998; Zhang *et al.*, 2009). Par exemple, de nombreuses études ont rapporté des modifications post-récolte de la chimie de l'eau, l'hydrologie, la morphologie du lit, la biodiversité et les taux de transformation de la matière organique (Harding *et al.*, 1998; Allan, 2004; Sweeney *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2009; Lecerf et Richardson, 2010). L'apparition et la force de ces effets sont déterminés à la fois par le stade de la succession forestière et par les perturbations des sols lors des opérations de gestion forestière. La productivité et les processus biologiques sont potentiellement plus élevés dans les ruisseaux des forêts de stade précoce par rapport aux forêts matures en raison de la présence de plus grandes trouées de couverture de canopée et la production d'une plus grande proportion de litière de haute qualité riche en nutriments (Boring *et al.*, 1981; Stone et Wallace, 1998; Ely et Wallace, 2010). Ces effets positifs de la réinitialisation de la succession forestière peuvent être annulés par les effets délétères des pics estivaux de température (Leach *et al.*, 2012) et de la sédimentation post-récolte (Webster et Waide, 1982) sur les organismes aquatiques. La prévision des impacts de la foresterie sur les communautés de ruisseaux est également complexifiée par les processus géomorphologiques complexes menant à une reconfiguration du lit des ruisseaux potentiellement favorisée par l'apport de débris ligneux ou leur retrait ainsi que par l'altération de l'hydrologie (Studinski *et al.*, 2012).

Il a été montré que les zones de dépôt sont des types d'habitats pertinents pour évaluer les effets à long terme de l'exploitation forestière sur les invertébrés des cours d'eau (Wallace *et al.*, 1997; Stone et Wallace, 1998). Contrairement aux zones de radiers, peu d'efforts ont été faits pour décrire les communautés d'invertébrés benthiques dans les zones de dépôt et pour estimer le rôle fonctionnel qu'elles jouent. Les zones de dépôt ont le potentiel de contribuer de manière substantielle aux processus géomorphologiques et trophiques des cours d'eau à travers le stockage des sédiments fins et de la matière organique particulière (Bilby et Likens, 1980). En raison de leurs caractéristiques uniques (c.-à-d. faible contrainte de cisaillement, domination de substrat fin et stockage de longue durée de matière organique particulière), les zones de dépôt peuvent ainsi contribuer de manière substantielle à la biodiversité des cours d'eau en accueillant des taxons d'invertébrés spécialisés tels que des fouisseurs et des déchiqueteurs (Percival et Whitehead, 1926; Wagner, 1991; Lloyd et Ormerod, 1992; Friberg et Larsen, 1998; Dangles, 2002a) et en proposant des zones de refuges vis-à-vis du courant pour les invertébrés rhéophiles (Lancaster et Hildrew, 1993).



Les invertébrés de ruisseau sont des acteurs clés des processus écosystémiques (Covich *et al.*, 1999; Wallace et Hutchens, 2000). Les études sur la décomposition de la litière de feuilles ont mis en évidence la contribution majeure des déchetiqueurs à la conversion de la litière de feuilles en particules plus fines et en biomasse (Cuffney *et al.*, 1990; Gessner *et al.*, 1999; Graça, 2001). Le taux de décomposition dépend de l'activité fongique mais également de la richesse de déchetiqueurs et de la densité des espèces les plus efficaces (Dangles et Malmqvist, 2004). Les zones de dépôt sont des lieux privilégiés de décomposition de feuilles (Kobayashi et Kagaya, 2005) et potentiellement de remaniement sédimentaire. Les zones de dépôt sont des lieux d'accumulation de sédiments fins et d'invertébrés ayant une forte affinité pour les habitats interstitiels et/ou ayant des capacités de fouissage, la faune benthique s'y trouvant est potentiellement un agent géomorphologique clé (Moore, 2006). Le remaniement sédimentaire peut affecter les propriétés et la distribution des sédiments fins et de la matière organique, la structure des communautés d'invertébrés, et les taux des flux de carbone et d'éléments nutritifs et de la transformation des écosystèmes (Mermillod-Blondin, Gaudet, *et al.*, 2003; Covich *et al.*, 2004; Nogaro *et al.*, 2009; Creed *et al.*, 2010; Mermillod-Blondin, 2011; Statzner, 2012).

Actuellement, le remaniement sédimentaire n'est pas communément étudié dans les écosystèmes lotiques, expliquant pourquoi son importance écologique et ses facteurs de régulation ne sont pas encore bien compris (Statzner, 2012). Cependant cette mesure fonctionnelle peut être un complément utile au taux de décomposition des litières pour évaluer l'intégrité écologique des cours d'eau exposés aux perturbations humaines. En effet, l'activité de remaniement sédimentaire est contrôlée par un large éventail de facteurs abiotiques (par exemple, la température, les propriétés des sédiments) et biotiques (par exemple, la densité, la diversité et la structure des communautés d'invertébrés benthiques) (Parkyn *et al.*, 1997; Flecker *et al.*, 1999; Ouellette *et al.*, 2004; Duport *et al.*, 2006), ce qui suggère que les impacts de la foresterie sur les ruisseaux pourraient affecter ce processus dans les zones de dépôt.

Cette étude tente d'adopter une nouvelle approche pour améliorer les connaissances sur les liens entre la forêt et les ruisseaux en mettant l'accent sur les zones de dépôt dans des forêts exploitées d'âges contrastés. Plus précisément, nous avons comparé des ruisseaux de forêts matures avec des tronçons de ruisseaux traversant des forêts de stade précoce résultant de coupes à blanc récentes. Nous avons examiné comment les changements induits par les opérations d'exploitation forestière passées et la réinitialisation de la succession forestière en

résultant avaient modifié la diversité et la structure des communautés de macroinvertébrés benthiques dans les zones de dépôt. Les conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes ont été examinées en utilisant les taux de remaniement sédimentaire de surface et de décomposition des litières. Nous avons testé l'hypothèse de congruence de ces deux paramètres fonctionnels puisque 1) le remaniement sédimentaire de surface peut promouvoir l'activité des déchiquteurs (Creed *et al.*, 2010) et 2) la litière de feuilles fournit l'énergie nécessaire aux invertébrés benthiques pour exercer leurs fonctions (p. ex. le remaniement sédimentaire).

## V.B. Matériel et méthodes

### V.B.1. Paramètres environnementaux

Cette étude a été réalisée dans la Montagne Noire, trois ruisseaux impactés situés dans d'anciennes coupes forestières, bordés par des forêts au stade précoce (FSP), ont été comparés avec trois ruisseaux appariés témoins bordés exclusivement par des forêts de feuillus matures (>30 ans) (FM) (**Tableau V.1**). Une description plus précise du site d'étude et des cours d'eaux se trouve dans le **Chapitre II.B.1** Les caractéristiques de l'eau des ruisseaux ont été obtenues selon les méthodes décrites au **Chapitre III**.

**Tableau V.1** Description des trois paires de tronçons de ruisseaux entrant dans cette étude. Chaque paire est constitué d'un ruisseau traversant une forêt mature (FM) et d'un ruisseau traversant une forêt au stade précoce (FSP). La moyenne et l'erreur standard sont données pour l'ouverture de canopée ( $n=5$  zones de dépôt).

Paramètre	Paire 1		Paire 2		Paire 3	
Code	P1-FM	P1-FSP	P2-FM	P2-FSP	P3-FM	P3-FSP
Nom	Lampy	Bergnassonne	Sant	Bernazobre	Orival	Montaud
Type de végétation riveraine	Forêt mature	Forêt au stade précoce	Forêt mature	Forêt au stade précoce	Forêt mature	Forêt au stade précoce
<b>Caractéristiques des ruisseaux</b>						
Latitude N	43°25'07"	43°23'50"	43°27'48"	43°29'07"	43°26'18"	43°29'52"
Longitude E	2°11'15"	2°12'01"	2°12'06"	2°12'40"	2°05'41"	2°15'58"
Altitude (m.a.s.l.)	705	630	565	320	475	330
Ordre	2	2	3	3	2	3
Surface du bassin versant (km <sup>2</sup> )	1,2	2,1	3,4	5,6	2,3	4,0
Surface de coupe forestière (km <sup>2</sup> )	-	0,07	-	0,04	-	0,05
Largeur (m)	1,6 - 2,4	1,4 - 2,8	2,6 - 5,3	2,1 - 4,6	1,5 - 5,5	2,3 - 3,6
Ouverture de canopée (%)	12,4 ±1,1	45,2 ±6,6	10,7 ±2,5	38,9 ±9,1	3,5 ±0,7	38,4 ±4,5

Les cinq zones de dépôt sélectionnées le long de chaque tronçon de ruisseau ont été sélectionnées et chacune caractérisée à la fin de l'étude en Juillet 2011 à travers l'estimation de leur structure physique (superficie totale, la profondeur moyenne de l'eau), mais aussi de l'ouverture de la canopée surplombant chaque zone et des caractéristiques des sédiments (granulométrie, teneurs en matière organique et en chlorophylle *a*) obtenus selon les méthodes décrites au **Chapitre III.B.2.**

### **V.B.2. Remaniement sédimentaire**

Le taux de remaniement sédimentaire de surface dans les zones de dépôt a été déterminé en utilisant des traceurs particuliers inertes fluorescents (luminophores) disposés sur le fond du lit du ruisseau en suivant la méthode *in situ* développée dans ce travail de thèse et présenté au **Chapitre IV.**

Le remaniement sédimentaire de surface a été quantifié comme la vitesse à laquelle les luminophores disparaissaient de la surface des sédiments (**Chapitre II.B.2.b**). Une couche mince (~ 2 mm) et uniforme de luminophores oranges a été ajoutée dans l'enceinte expérimentale au début de l'expérience et la surface occupée par des traceurs optiques a été déterminée au jour 0, 4, 8, 11 et 15 à partir de photos numériques.

A la fin de l'expérience, les sédiments et la faune associée présents dans l'enceinte expérimentale ont été prélevés sur les dix premiers centimètres et la fraction organique composée de matière organique particulaire et de macroinvertébrés a été élutrée et conservée dans de l'éthanol à 70 %. En laboratoire, les invertébrés ont été comptés et identifiés au niveau taxonomique le plus petit possible sous une loupe binoculaire. Les invertébrés ayant de fortes capacités de remaniement des sédiments (fouisseurs ou nageurs avec une vie interstitielle) ont été distingués des autres (adultes de petite taille <10 mm avec une faible mobilité et/ou une faible affinité avec les sédiments fins) en se basant sur les traits fonctionnels (Tachet *et al.*, 2010). Les remanieurs de sédiment potentiels dans nos cours d'eau lors de l'étude étaient *Ephemera* sp., *Sialis* sp., *Cordulegaster* sp., *Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763), *Sericostoma* sp., *Hexatoma* sp., *Dicranota* sp., *Pediciini*, *Glossiphonia* sp. Bivalvia.

### V.B.3. Décomposition des litières

Une expérience de décomposition de litière a été menée en parallèle à l'expérience de remaniement sédimentaire. Des sacs de litière ( $5 \pm 0,01$  g de feuilles d'aulne), un par zone de dépôt ( $n=30$ ), ont été introduits dans les tronçons de ruisseaux expérimentaux au début de l'expérience de remaniement sédimentaire puis ont été récupérés 15 jours plus tard. Les sacs de litière ont été stockés individuellement dans des sacs en plastique et conservés à la température du cours d'eau (10 à 15°C) jusqu'au traitement. En laboratoire, la masse foliaire sèche restant dans les sacs a été exprimée comme le rapport de la masse sèche corrigée pour la perte de masse due à la manipulation déterminée au moyen de cinq sacs de litière supplémentaires. Les détails de la méthode d'estimation du taux de décomposition des litières par perte de masse sont donnés dans le **Chapitre II.B.2.a**.

Les macroinvertébrés ayant colonisé les feuilles ont été récupérés par refus de tamis de 500  $\mu\text{m}$  de maille et conservés dans l'éthanol à 90 %. Après comptage et identification, les invertébrés ont été affectés aux groupes des déchiqueteurs et non-déchiqueteurs en se basant sur la littérature (Tachet *et al.*, 2010).

### V.B.4. Calculs et analyses statistiques

Les caractéristiques de l'habitat déterminés pour chaque zone de dépôt (surface de la zone, profondeur de l'eau, teneur en matière organique, teneur en chlorophylle *a*, et la contribution relative de chaque classe de taille des sédiments) ont été résumées à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP) normalisée. Les variables ont été pondérées de manière à accorder une importance égale à la granulométrie des sédiments déterminée sur la base de six classes (poids=1/6) et aux autres attributs de l'habitat chacun basé sur un seul descripteur (poids=1).

La fraction de la surface occupée par les traceurs a diminué de façon exponentielle au cours de l'expérience de remaniement sédimentaire. La pente de la régression linéaire du logarithme népérien de la fraction de surface occupée par des traceurs en fonction du temps (jours) avec l'interception forcée à  $\ln(1)=0$  a été utilisée pour estimer le taux de remaniement sédimentaire de surface (*RSS*) dans chaque zone de dépôt. Les valeurs de  $R^2$  variaient de 0,77 à 0,87, ce qui indique une bonne adéquation du modèle pour toutes les zones de dépôt. Le taux de décomposition de litière d'aulne a été calculé comme suit :  $k = -\ln(R)/t$ , où *R* est la

fraction de masse de litière restante après extraction du sac et  $t$  est le temps d'incubation (=15 jours). Les taux des deux processus ( $RSS$  et  $k$ ) corrigés par la température ont également été calculés en remplaçant dans les équations les jours par des degré-jours (somme des températures moyennes quotidiennes au cours du temps).

La diversité et la structure de la communauté d'invertébrés dans les zones de dépôt ont été évaluées sur la base d'échantillons benthiques prélevés dans chaque enceinte expérimentale à la fin de l'expérience de remaniement sédimentaire. La diversité des invertébrés a été évaluée à travers deux facettes complémentaires : la richesse taxonomique ( $S$ ) et l'indice d'équitabilité de Piélou ( $J$ ) (Magurran, 2004). La richesse taxonomique a été corrigée pour les différences observables d'abondance des invertébrés entre les échantillons en utilisant la méthode de raréfaction (Magurran, 2004). Une analyse par positionnement multidimensionnel non-métrique (NMDS) a été utilisée pour évaluer la structure de la communauté utilisant l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis. Les assemblages de remanieurs du sédiment et de déchiqueteurs ont été examinés à partir des échantillons provenant respectivement des enceintes expérimentales et des sacs de litières.

Des tests de Wilcoxon ont été effectués sur les données appariées par dates d'échantillonnage pour tester les différences entre les sites localisés dans les forêts au stade précoce (FSP) et ceux dans les forêts matures (FM) au sein de chaque paire pour les paramètres chimiques de l'eau ( $n=5$ ) et la température moyenne quotidienne ( $n=5$ ). L'effet du type de forêt sur les caractéristiques de l'habitat, de la communauté d'invertébrés benthiques et des taux de processus fonctionnels a été évalué à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes (MLEM). La paire de ruisseau a été considérée comme un facteur aléatoire pour tenir compte de la structure imbriquée de notre plan d'échantillonnage. Nous avons aussi utilisé la régression linéaire et la corrélation de Pearson pour examiner les relations existantes entre les variables de réponse sélectionnées. Les statistiques ont été réalisées avec les bibliothèques *base*, *ade4* (Dray et Dufour, 2007), *vegan* (Oksanen *et al.*, 2012) et *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2011) dans le logiciel R (R Development Core Team, 2011).

## V.C. Résultats

### V.C.1. Les caractéristiques de l'habitat

L'ouverture de la canopée estivale surplombant les cours d'eau varie de 3,5 à 12,4 % dans les sites FM et de 38,4 à 45,2 % dans les sites FSP. Les ruisseaux ont un pH proche de neutre (6,9 -7,9) et une faible conductivité (40,2 à 116,5  $\mu\text{S.cm}^{-1}$ ). Les sites FSP ont une température de l'eau significativement plus élevée et une concentration en nitrate plus faible que dans les sites FM (tests de Wilcoxon appariés,  $p < 0,001$  ; **Tableau V.2**). En revanche, le type de forêt riveraine n'affecte pas les concentrations en phosphore dissous (1,22 à 8,14  $\mu\text{gP.L}^{-1}$ ) et en carbone organique dissous (677-3713  $\mu\text{g.L}^{-1}$ ).

**Tableau V.2** Caractéristiques de l'eau des trois paires de tronçons de ruisseaux entrant dans cette étude. Chaque paire est constituée d'un ruisseau traversant une forêt mature (FM) et d'un ruisseau traversant une forêt au stade précoce (FSP). La moyenne et l'erreur standard sont données pour la chimie de l'eau ( $n=5$  dates d'échantillonnages) et la température journalière moyenne de l'eau ( $n=15$  jours).

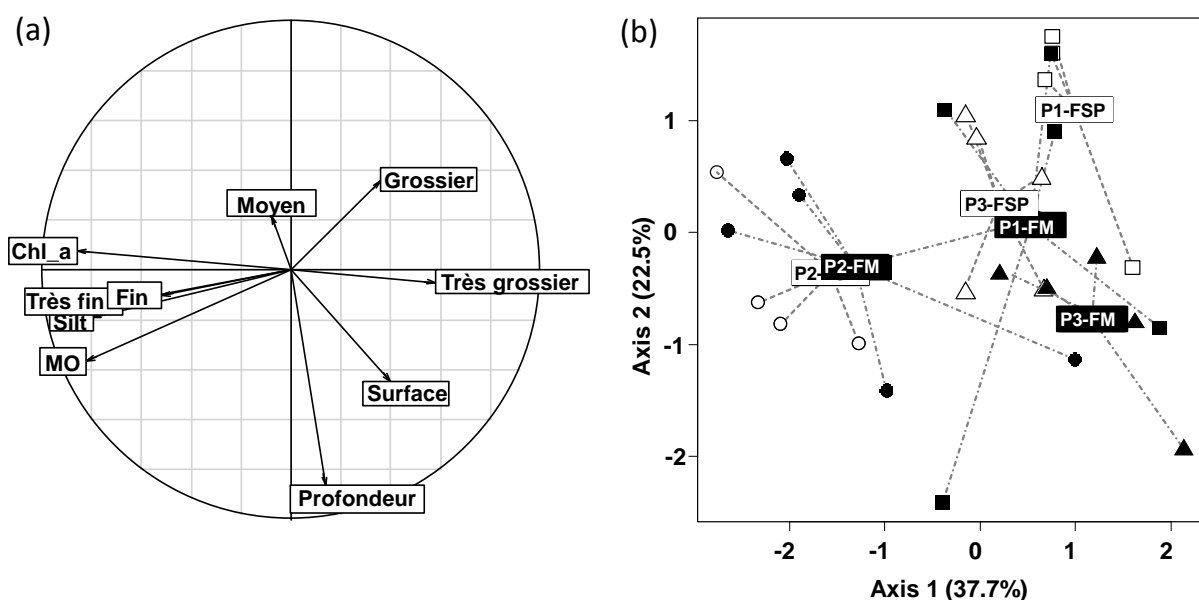
	Paire 1		Paire 2		Paire 3	
	P1-MF	P1-ESF	P2-MF	P2-ESF	P3-MF	P3-ESF
pH	6,9 $\pm$ 0,1	7,1 $\pm$ 0,1	7,8 $\pm$ 0,2	7,9 $\pm$ 0,1	7,6 $\pm$ 0,1	7,2 $\pm$ 0,1
Conductivité ( $\mu\text{S.cm}^{-1}$ )	48,2 $\pm$ 0,9	40,2 $\pm$ 1,8	116,5 $\pm$ 8,9	114,6 $\pm$ 4,0	72,9 $\pm$ 1,6	49,2 $\pm$ 1,4
Température (°C)	12,5 $\pm$ 0,04	14,6 $\pm$ 0,07	14,5 $\pm$ 0,04	14,7 $\pm$ 0,05	12,8 $\pm$ 0,05	15,4 $\pm$ 0,05
[NO <sub>3</sub> ] ( $\mu\text{g N.L}^{-1}$ )	2002 $\pm$ 241	796 $\pm$ 98	1729 $\pm$ 93	1166 $\pm$ 64	1547 $\pm$ 98	1186 $\pm$ 108
[PO <sub>4</sub> ] ( $\mu\text{g P.L}^{-1}$ )	1,41 $\pm$ 0,50	1,22 $\pm$ 0,51	8,14 $\pm$ 2,39	8,14 $\pm$ 3,17	4,76 $\pm$ 1,20	7,63 $\pm$ 2,75
[COD] ( $\mu\text{g C.L}^{-1}$ )	1438 $\pm$ 331	2007 $\pm$ 430	1146 $\pm$ 273	677 $\pm$ 83	3713 $\pm$ 1250	1922 $\pm$ 315

**Tableau V.3** Description des zones de dépôt. La gamme de variation des valeurs par ruisseau ( $n=5$ ) est donnée.

Paramètre	Paire 1		Paire 2		Paire 3	
	P1-MF	P1-FSP	P2-MF	P2- FSP	P3-MF	P3- FSP
Profondeur de l'eau (m)	0,1 - 0,5	0,1 - 0,2	0,1 - 0,4	0,1 - 0,3	0,2 - 0,5	0,1 - 0,3
Surface (m <sup>2</sup> )	0,04 - 3,00	0,24 - 1,98	0,40 - 2,10	0,24 - 1,95	1,00 - 2,28	0,44 - 0,91
Chlorophylle <i>a</i> (mg.L <sup>-1</sup> )	42,7 - 72,5	38,8 - 84,6	30,1 - 119,5	32,5 - 115,2	7,4 - 30,0	23,8 - 39,5
Matière organique (g.m <sup>-3</sup> )	14,8 - 26,3	14,3 - 18,6	35,9 - 57,7	34,8 - 60,8	15,5 - 30,0	13,9 - 34,2
Silt (%)	4,8 - 8,2	2,8 - 4,9	12,7 - 16,0	12,3 - 25,0	3,8 - 7,6	8,2 - 9,3
Très fin (%)	2,9 - 6,1	2,1 - 4,4	8,0 - 13,4	5,7 - 15,8	2,3 - 4,8	9,3 - 13,3
Fin(%)	5,5 - 11,2	3,1 - 5,9	10,7 - 17,6	5,7 - 17,8	2,8 - 7,1	13,8 - 22,6
Moyen (%)	18,7 - 23,9	13,4 - 20,4	10,6 - 19,9	12,2 - 22,1	9,3 - 18,8	17,3 - 25,9
Grossier (%)	17,8 - 23,9	19,7 - 30,6	8,3 - 16,0	10,2 - 19,4	9,0 - 21,5	10,6 - 19,7
Très grossier (%)	28,2 - 46,2	36,5 - 58,9	18,6 - 47,1	8,3 - 43,5	45,1 - 63,3	12,5 - 36,0

Note : Classes granulométriques : Silt=0-62,5  $\mu\text{m}$  ; Très fin=62,5-125  $\mu\text{m}$  ; Fin=125-250  $\mu\text{m}$  ; Moyen=250-500  $\mu\text{m}$  ; Grossier=500-1000  $\mu\text{m}$  ; Très grossier>1000  $\mu\text{m}$

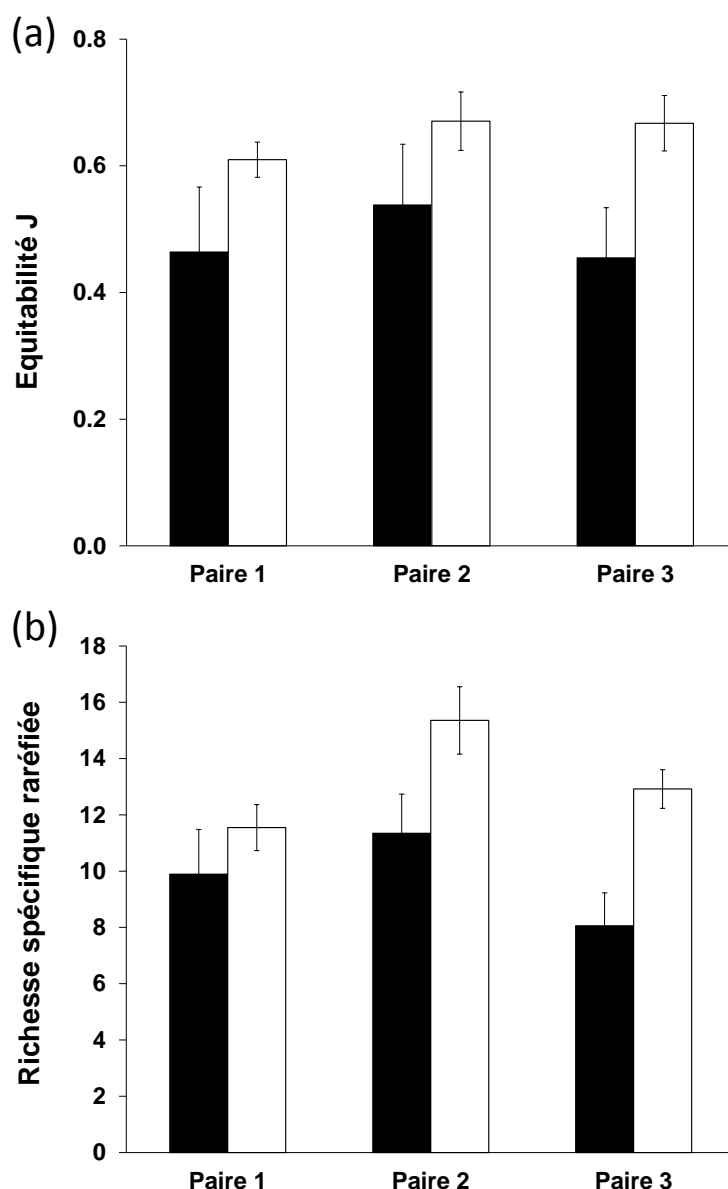
Une ACP réalisée sur les caractéristiques abiotiques des zones de dépôt () condense 60,2 % de l'information dans les deux premiers axes (**Figure V.1**). Le premier axe représente un gradient de force d'arrachement lorsque les scores passent de positif à négatif. La teneur en matière organique et en chlorophylle *a* des sédiments augmentent alors que la taille des particules du substrat diminue (**Figure V.1.a**). Le second axe correspond à un gradient de volume de l'habitat déterminé par la surface et de la profondeur des zones de dépôt (**Figure V.1.a**). L'ordination des zones de dépôt et la projection du score moyen par site met en évidence des différences entre les trois paires de sites. Les zones de dépôts dans les sites de la paire 2 ont des sédiments plus fins et une plus grande teneur en matière organique que dans les sites des paires 1 et 3 (**Figure V.1.b, Tableau V.3**). L'axe 1 de l'ACP ne discrimine pas les sites FM et FSP (MLEM des valeurs de l'axe 1 :  $F_{1,26}=0,54$  et  $p=0,469$ ). Les zones de dépôt sont en moyenne plus grandes et plus profondes dans les sites FM que les sites FSP pour les paires 1 et 3 (**Figure V.1.b, Tableau V.3**). Toutefois, cette tendance n'est pas observée dans les sites de la paire 2 et celle-ci est en grande partie due à deux points influents des sites appartenant aux paires 1 et 3 qui ont les scores les plus bas de l'axe 2, il n'y a donc pas de différence significative entre les ruisseaux FM et FSP (MLEM sur les valeurs de l'axe 2 :  $F_{1,26}=3,52$ ;  $p=0,071$  ; **Figure V.1**).



**Figure V.1** Analyse en composante principale des dix variables abiotiques déterminées pour chaque zone de dépôt. Cercle des corrélations (a) et ordination des échantillons (b) sur les deux premières composantes qui condensent 60,2 % de la variation totale du jeu de données. Les points représentent les zones de dépôt échantillonnées dans des ruisseaux traversant des forêts matures (FM ; symboles noirs) et des forêts au stade précoce (FSP ; symboles blancs). Chaque point est lié à la position moyenne du ruisseau auquel il appartient.

### V.C.2. La macrofaune

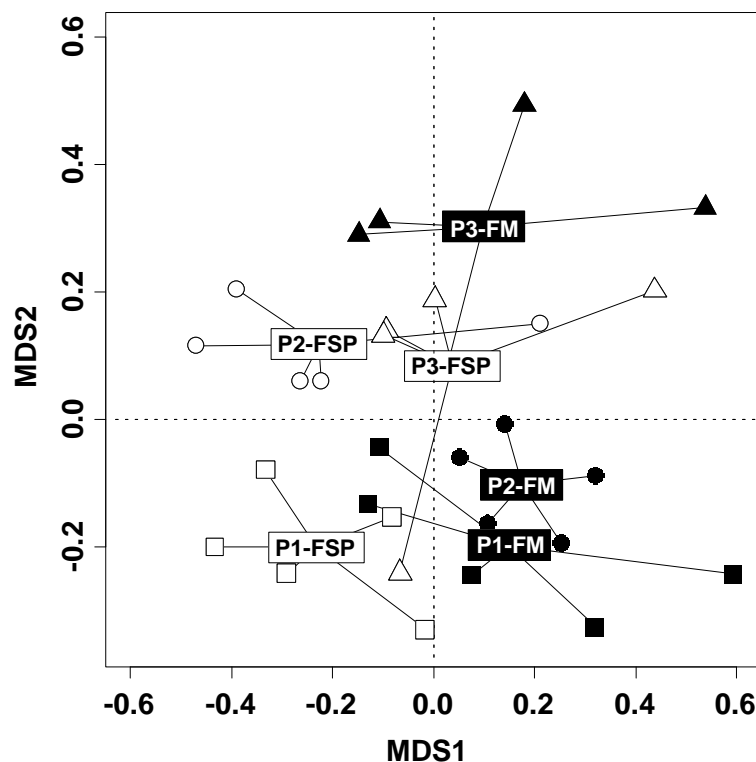
La richesse des macroinvertébrés benthiques (c.-à-d. dans les enceintes expérimentales) est toujours plus élevée dans les sites FSP que dans les sites FM (**Figure V.2.a**). Les différences de richesse taxonomique sont importantes (+1 à 4 taxons dans les sites FSP ; **Figure V.2.a** ; MLEM :  $F_{1,26}=1,32$  et  $p=0,001$ ). L'équitabilité est significativement plus élevée dans les communautés des sites FSP par rapport aux communautés des sites FM (**Figure V.2.b**, MLEM,  $F_{1,26}=8,65$  et  $p=0,007$ ).



**Figure V.2** Diversité des invertébrés benthiques provenant des enceintes expérimentales évaluée à travers la richesse spécifique raréfiée estimée pour 79 individus par échantillon (a) et l'indice d'équitabilité de Pielou (b). Les barres noires et blanches correspondent aux moyennes par ruisseau selon qu'il traverse une forêt mature ou une forêt au stade précoce, respectivement.



Le type de forêt détermine également la structure et la composition des communautés mais la trajectoire liant les sites FM et FSP diffère selon les paires sur l'ordination (**Figure V.3**). Cette réponse variable à la perturbation des forêts dépendante des invertébrés est particulièrement évidente dans les groupes fonctionnels des remanieurs de sédiment ou des déchiquteurs (**Tableau V.4**). Aucun des neuf taxons de remanieur de sédiment ne montre de différence concordante entre les sites FM et FSP. Par exemple, *Sericostoma* (Trichoptera) est 2 fois plus abondant dans les sites FSP que les sites FM pour les paires 1 et 3 alors qu'aucune différence n'est observée pour la paire 2. De plus, la densité totale de remanieur est plus élevée dans les sites FSP par rapport aux sites FM pour les paires 2 et 3 ; au contraire elle est plus faible dans les sites FSP de la paire 1 (**Tableau V.4**). Deux (*Potamophylax* et *Sericostoma*, Trichoptera) des six invertébrés déchiquteurs recueillis dans les sacs de feuilles sont toujours trouvés en plus grande abondance dans les sites FSP que FM. La réponse des autres déchiquteurs au type de forêt est variable. *Gammarus* (Amphipoda) est limité aux sites FM dans les paires 1 et 2, mais est présent en abondance extrêmement élevée dans le site FSP de la paire 3 (**Tableau V.4**). La densité totale de déchiquteurs dans les sacs de litière n'est pas statistiquement différente entre les types de forêt (MLEM :  $F_{1,26}=0,22$  et  $p=0,642$ ).



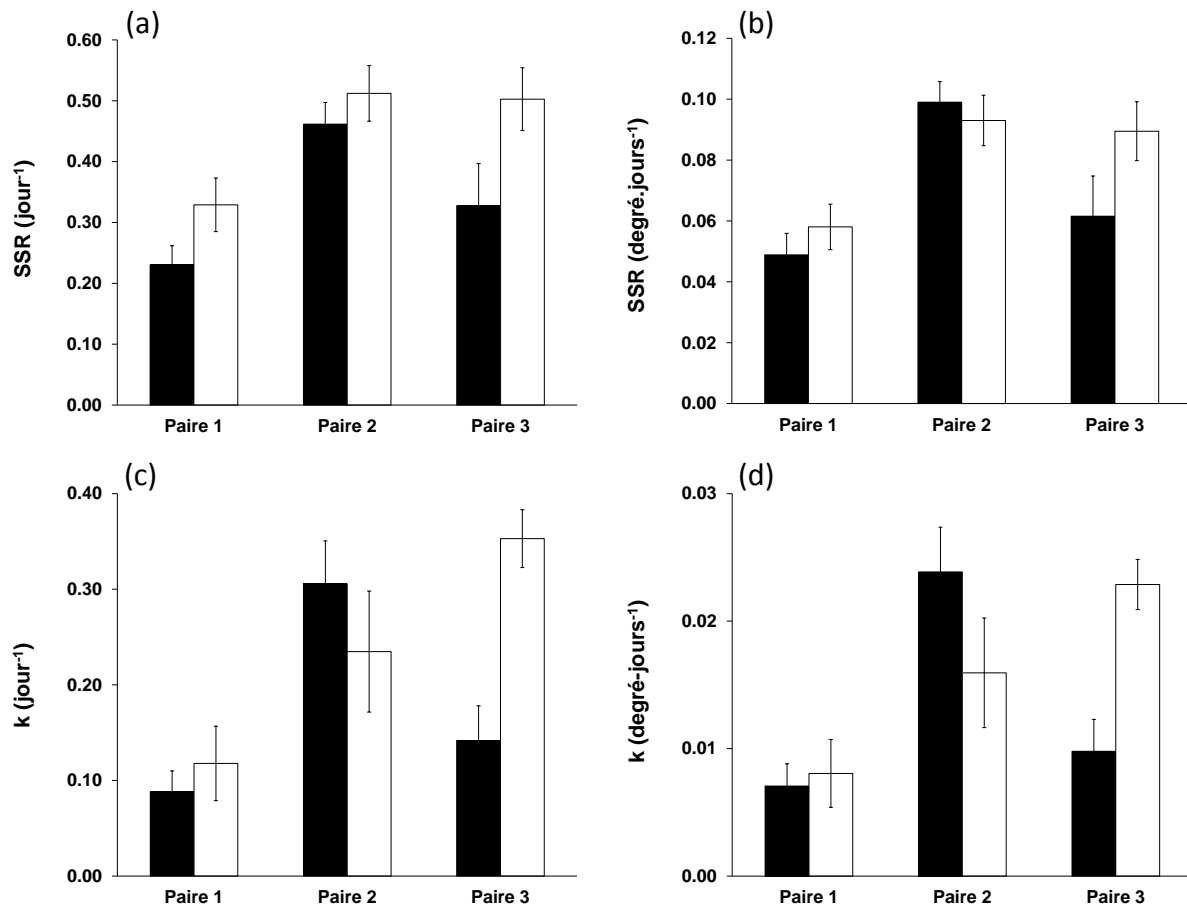
**Figure V.3** Structure des communautés d'invertébrés benthiques provenant des enceintes expérimentales évaluée à travers un positionnement multidimensionnel basé sur l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis (2D-stress=0,22). Les points représentent les zones de dépôt échantillonnées dans des ruisseaux traversant des forêts matures (FM ; symboles noirs) et des forêts au stade précoce (FSP ; symboles blancs). Chaque point est lié à la position moyenne du site ruisseau auquel il appartient.

**Tableau V.4** Assemblages des invertébrés remanieurs et déchiquteurs dans les six ruisseaux. Les valeurs données pour chaque taxon sont la moyenne et l'erreur standard ( $n=5$  zones de dépôt) des densités déterminées à partir d'échantillons benthiques (remanieurs ; enceintes expérimentales ; exprimés en ind.m<sup>-2</sup>) ou des sacs de litière (déchiquteurs ; exprimés en ind.g feuille<sup>-1</sup>).

	Paire 1		Paire 2		Paire 3	
	P1-MF	P1-ESF	P2-MF	P2-ESF	P3-MF	P3-ESF
<b>Remanieurs</b>						
<i>Ephemera</i> sp.			63,5±34,2	169,3±57,3	91,7±30,7	148,1±55,1
<i>Odontocerum albicorne</i>	98,8±40,8	70,5±37,0	91,7±23,9	35,3±11,2		225,7±217,0
<i>Sericostoma</i> sp.	28,2±13,2	49,4±14,1	77,6±23,4	70,5±11,2	134,0±39,3	296,3±80,9
<i>Cordulegaster</i> sp.	14,1±8,6	7,1±7,1	7,1±7,1	21,2±21,2		42,3±7,1
<i>Sialis</i> sp.	35,3±22,3			14,1±8,6		
<i>Dicranota</i> sp.	42,3±20,6	7,1±7,1			91,7±91,7	105,8±51,1
<i>Hexatoma</i> sp.	345,6±177,5	338,6±89,6	56,4±28,7	14,1±14,1	21,2±14,1	98,8±40,8
<i>Glossiphonia</i> sp.				42,3±25,9		
Bivalvia	7,1±7,1	0,0±0,0	28,2±7,1	7,1±7,1	70,5±44,6	77,6±30,3
Total remanieurs	571,4±218,4	472,6±124,5	324,5±70,9	373,9±93,7	409,1±149,9	994,6±248,5
<b>Total invertébrés</b>	9163,1±1962,8	8267,2±1493,1	8598,8±2168,8	7724,1±2087,1	17479,7±6009,5	9699,2±2907,6
<b>Déchiquteurs</b>						
<i>Gammarus</i> sp.	197,2±47,1		1275,8±553,4		34,1±16,3	8090,0±5476,4
Leutridae	2,3±2,3	1,1±0,7	9,5±9,5	104,7±98,9		300,0±300,0
Nemouridae	11,7±6,8	0,4±0,4		7,1±6,3	24,1±16,0	410,0±397,6
<i>Potamophylax</i> sp.	97,1±74,7	201,2±137,0	1348,3±744,9	1454,0±1454,0	140,6±74,4	600,0±284,6
<i>Halesus</i> sp.		2,7±1,2	36,4±36,4	18,3±16,3	0,5±0,5	100,0±100,0
<i>Sericostoma</i> sp.		0,4±0,4	4,8±4,8	116,7±97,2	14,0±7,7	1000,0±880,3
Total déchiquteurs	308,2±65,4	205,7±135,5	2674,8±962,1	1700,8±1334,8	213,3±92,6	10500,0±7376,6

### V.C.3. Les processus écosystémiques

Sur l'ensemble des sites, le taux de remaniement sédimentaire de surface (*RSS*) varie de 0,2 à 0,5 jour<sup>-1</sup>. Il est significativement plus élevé dans les sites FSP que dans les sites FM (MLEM :  $F_{1,26}=7,72$  et  $p=0,010$  ; **Figure V.4.a**). Toutefois, après conversion des taux en degré-jours, la différence du *RSS* entre les types de forêts n'est plus significative (MLEM :  $F_{1,26}=1,87$  et  $p=0,183$ ). L'effet du type de forêt sur le *RSS* est le plus faible dans la paire 2 (**Figure V.4.a et b**). Le taux de décomposition de la litière varie considérablement entre les sites (0,09 à 0,35 jour<sup>-1</sup> ; **Figure V.4.c et d**) et les différences entre les sites FM et FSP ne sont pas homogènes entre les trois paires (MLEM sur  $k$  en jour<sup>-1</sup> :  $F_{1,26}=3,55$  et  $p=0,071$  ; MLEM sur  $k$  en degré-jours<sup>-1</sup> :  $F_{1,26}=2,09$  et  $p=0,160$ ). Particulièrement la paire 2 se conduit de manière opposée aux paires 1 et 3.



**Figure V.4** Evaluation du fonctionnement de l'écosystème par le taux de remaniement sédimentaire de surface (a,b) et le taux de décomposition des litières (c,d) dans les zones de dépôt. Les taux sont exprimés soit en jour<sup>-1</sup> (a,c) ou en degré.jours<sup>-1</sup> (b,d). Les barres noires et blanches correspondent aux moyennes ( $\pm$ erreur standard) par ruisseau selon qu'il traverse une forêt mature ou une forêt au stade précoce, respectivement.

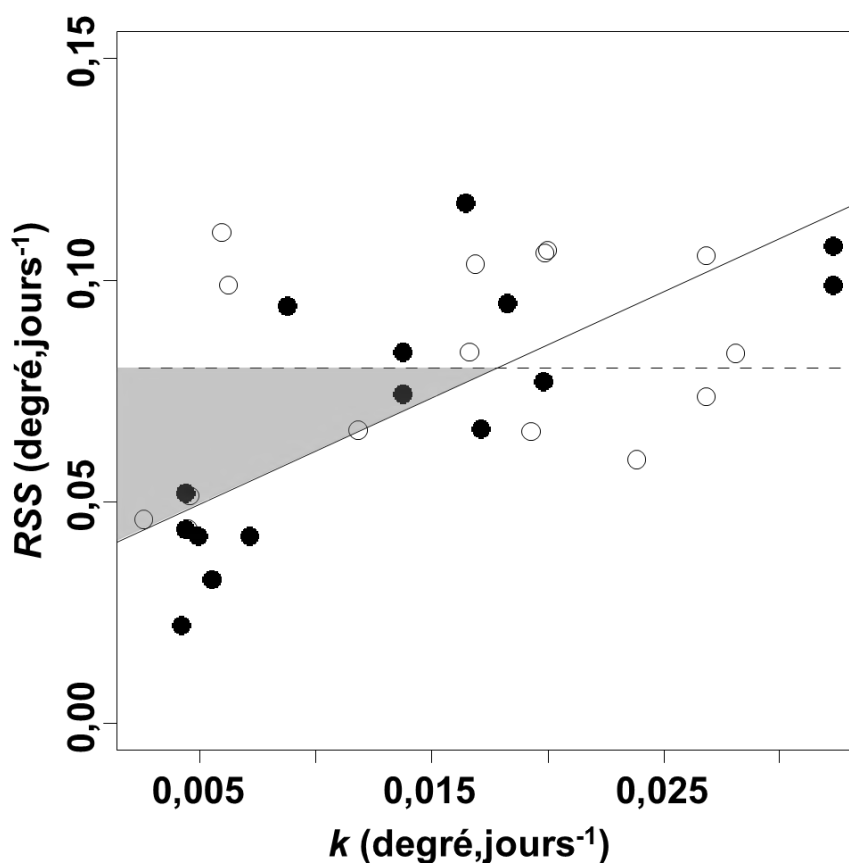
Des régressions linéaires ont été utilisées sur l'ensemble des zones de dépôt pour tester si les taux de remaniement sédimentaires de surface et de décomposition de la litière sont contrôlés par la densité et la diversité des invertébrés spécialisés (c.-à-d. les remanieurs de sédiment et les déchiqueteurs, respectivement) (**Tableau V.5**). Le RSS corrigé par la température augmente avec la densité ( $t_{28}=2,91$  et  $p=0,007$ ) et la richesse ( $t_{28}=3,40$  et  $p=0,002$ ) de remanieurs alors que le taux de décomposition corrigé par la température augmente avec la densité de déchiqueteurs ( $t_{28}=9,26$  et  $p<0,001$ ) mais pas avec le nombre de taxons ( $t_{28}=0,85$  et  $p=0,400$ ).

La congruence entre le remaniement sédimentaire de surface et le taux de décomposition de la litière évaluée en utilisant une régression linéaire (**Figure V.5**), révèle une relation positive pour tous les points ( $F_{1,28}=14,71$  et  $p<0,001$  ;  $R^2=0,32$ ). Cependant, des

régressions distinctes pour les zones de dépôt situées dans les sites FM et FSP montrent une relation significative entre les deux processus dans les sites FM ( $F_{1,13}=18,60$  et  $p<0,001$  ;  $R^2=0,59$  ; **Figure V.5**), mais pas dans les sites FSP ( $F_{1,13}=1,72$  et  $p=0,212$  ;  $R^2=0,12$ ).

**Tableau V.5** Résultats des régressions linéaires évaluant le contrôle des processus écosystémiques par les invertébrés spécialisés. Le taux de remaniement sédimentaire de surface (RSS) a été testé en fonction de la densité et de la richesse des remanieurs et le taux de décomposition des litières (k) en fonction de la densité et de la richesse des décomposeurs.

Régression linéaire	pente	valeur de t	valeur de p	R <sup>2</sup>
<b>Remaniement sédimentaire de surface (degré.jours<sup>-1</sup>)</b>				
RSS vs densité de remanieurs de sédiment	0,019	2,91	0,007 *	0,21
RSS vs richesse de remanieurs de sédiment	0,008	2,80	0,009 *	0,19
<b>Décomposition de litière (degré.jours<sup>-1</sup>)</b>				
k vs densité de décomposeurs	0,004	9,26	<0,001 *	0,74
k vs richesse de décomposeurs	-0,001	-0,85	0,400	0



**Figure V.5** Taux de remaniement sédimentaire de surface (RSS) en fonction du taux de décomposition des litières (k) (exprimés tous les deux en degré.jours<sup>-1</sup>). Les points représentent les zones de dépôt échantillonnées dans des ruisseaux traversant des forêts matures (symboles noirs) et des forêts au stade précoce (symboles blancs). La ligne continue représente le modèle de régression linéaire liant les deux processus dans les zones de dépôt se trouvant dans les ruisseaux traversant des forêts matures ( $P<0,001$ ,  $R^2=0,59$ ) et la ligne en pointillés représente le taux de remaniement sédimentaire de surface moyen pour les zones de dépôt se trouvant dans les ruisseaux traversant des forêts au stade précoce ( $P=0,212$ ,  $R^2=0,12$ ). La zone grise correspond au domaine où le remaniement dans les forêts au stade précoce excède le potentiel prédit par le taux de décomposition des litières dans les forêts matures.

## V.D. Discussion

### V.D.1. L'effet de la perturbation forestière

La gestion forestière affecte les habitats du ruisseau à travers les différents effets imputables au changement de végétation riveraine (Broadmeadow et Nisbet, 2004) et aux perturbations passées (Sweeney *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2009). Nos résultats confirment que la réinitialisation de la succession forestière par le passage d'une forêt mature à une forêt au stade précoce conduit à une augmentation de la température de l'eau en été due à la réduction de la couverture forestière riveraine et à l'augmentation de l'irradiation solaire qui en résulte (Moore *et al.*, 2005). De plus, l'énergie solaire stimule la production primaire dans le ruisseau (Kiffney *et al.*, 2004; Allan et Castillo, 2007) et ainsi peut conduire à l'absorption et l'immobilisation de l'azote par les algues et la mousse (Mulholland, 1992; Sabater *et al.*, 2000), ce qui expliquerait les concentrations en nitrates mesurées inférieures dans la forêt au stade précoce. En outre, il est plausible que l'immobilisation de l'azote par les plantes à croissance rapide dans les forêts de stade précoce ait entraîné des apports moindres en azote vers le ruisseau (Vitousek et Reiners, 1975; Silsbee et Larson, 1983).

Comparés avec les ruisseaux FM, les ruisseaux FSP supportaient une diversité plus grande d'invertébrés benthiques dans les zones de dépôt. Cette observation réalisée dans des ruisseaux se trouvant dans des zones forestières gérées selon des pratiques sylvicoles de faible ampleur (Lecerf *et al.*, 2012) indique que la réinitialisation de la succession forestière peut être bénéfique pour la biodiversité aquatique (Silsbee et Larson, 1983; Hernandez *et al.*, 2005). La réponse des invertébrés benthiques à un changement de la végétation forestière résulte, potentiellement, de modifications à la fois des habitats et des ressources trophiques (Richardson, 2008). Plus spécifiquement, les variations de la température de l'eau mesurée dans les sites FSP pourraient influencer les invertébrés. En effet, une augmentation modérée de la température a été suggérée comme facteur d'augmentation de la diversité des invertébrés aquatiques dans des études précédentes (Petchey *et al.*, 1999; Castella *et al.*, 2001). L'importance de facteurs trophiques comme la quantité, la qualité et la diversité des ressources de base ne devrait cependant pas être minimisée (Stone et Wallace, 1998; Sanpera-Calbet *et al.*, 2009; Kominoski *et al.*, 2012).

Une conclusion intéressante de ce travail réside dans le fait que les ripisylves semblent influencer le remaniement sédimentaire de surface. Les corrélations significatives entre les taux de remaniement du sédiment de surface mesurés et la densité ainsi que la richesse de

remanieurs (**Tableau V.5**) confirment l'implication des invertébrés dans ce processus. Les remanieurs sont des taxons qui causent des perturbations significatives des sédiments à travers leur activité. De plus, le taux de remaniement sédimentaire augmente avec la densité de remanieurs jusqu'à un taux maximum, comme cela a déjà été démontré pour des taxons spécifiques (Duport *et al.*, 2006; De Backer *et al.*, 2011). Pour les communautés naturelles, le lien entre remaniement sédimentaire et densité de la faune est, néanmoins, plus complexe (p. ex. Gerino *et al.*, 2007). De plus, comme les remanieurs diffèrent dans leur taille, leur mobilité et leur capacité de fouissage, la richesse en remanieurs peut également influencer positivement le remaniement sédimentaire à travers une exploration plus étendue du volume de sédiment (c.-à-d. effets complémentaires) et des effets de sélection (Solan, Cardinale, *et al.*, 2004). La prévalence des invertébrés prédateurs dans les zones de dépôts, notamment parmi les remanieurs (*Glossiphonia*, *Cordulegaster*, *Odontocerum albicorne*, *Sialis*, *Dicranota*, *Hexatoma*) implique en outre que la bioturbation particulière pourrait être induite par un comportement d'évitement de la prédation par la proie fouisseuse. Par exemple, Maire *et al.* (2010) ont montré que le remaniement sédimentaire dans les sédiments meubles augmentait en présence de prédateurs benthiques sous l'effet d'interactions traits-dépendantes.

Nos résultats soutiennent aussi l'idée que le taux de remaniement sédimentaire de surface est régulé indirectement par des facteurs abiotiques. En effet, les différences de taux de remaniement sédimentaire de surface entre les sites FSP et FM sont minimales dans la paire de sites qui présentent les plus petites différences dans les propriétés du sédiment (c.-à-d. 2 ; **Figure V.1.b**) et de température moyenne de l'eau (+0,2°C). Ceci suggère que ces deux facteurs sont potentiellement importants. Puisque le remaniement sédimentaire de surface ne discrimine plus les types de forêts après correction par la température, le facteur température a certainement été fortement impliqué dans la modulation de l'activité de remaniement sédimentaire dans nos cours d'eau (Ouellette *et al.*, 2004; Maire *et al.*, 2007). Par ailleurs, les propriétés des sédiments et du processus de remaniement sédimentaire s'influencent mutuellement. Il est difficile de savoir si les taux plus élevés de remaniement sédimentaire dans les sites du FSP sont réellement dus à la présence dans les zones de dépôt de sédiments plus fins et riches en matière organique. Par exemple, les différences dans les propriétés des sédiments, en particulier dans la teneur en matière organique, ne sont peut-être pas dues uniquement à la perturbation des rives et l'apport de sédiments dans les ruisseaux en découlant mais également à l'activité des remanieurs de sédiment. En effet, ces derniers peuvent également améliorer l'incorporation de particules fines exogènes (organiques et inorganiques)

dans les sédiments par leur déplacement (Statzner, 2012) et peuvent également augmenter la teneur en matière organique des sédiments par l'excrétion et la stimulation de l'activité bactérienne (Mermillod-Blondin, 2011).

### V.D.2. Relation entre les processus écosystémiques

La décomposition des litières a souvent été utilisée pour étudier les impacts de la sylviculture sur le fonctionnement des écosystèmes de ruisseaux. Cependant, les résultats issus de travaux antérieurs indiquent que les coupes forestières sur les terres en amont et la rive ont des effets très variables sur les taux de décomposition des litières, et ceci même lorsque les pratiques de gestion forestières sont similaires (p. ex. Hladysz *et al.*, 2010; Lecerf *et al.*, 2012). Nos résultats vont également dans ce sens, le taux de décomposition des litières étant à la fois inchangé entre les types de forêt (paire 1), plus faible (paire 2) ou plus élevé (paire 3) dans les sites FSP que dans les sites FM (**Figure V.4.c et d**). Le fort couplage entre le taux de décomposition des litières et la densité des déchiqueteurs (**Tableau V.5**) montre que les déchiqueteurs sont directement impliqués dans le processus. Les assemblages de déchiqueteurs présents dans les sacs de litière comprenaient des déchiqueteurs facultatifs (*Gammarus*, Leuctridae, Nemouridae) connus pour consommer d'autres ressources que les feuilles mortes et des déchiqueteurs spécialisés (*Potamophylax* and *Sericostoma*) dépendant presque exclusivement des feuilles mortes comme ressource alimentaire (Dangles, 2002b). L'occurrence régulière des déchiqueteurs spécialisés suggère la présence de ressources de feuilles mortes dans les zones de dépôt au cours de la période d'étude. En été, les accumulations de débris sont composées de litières peu dégradées, notamment de feuilles (hêtre) tombées en automne, et de feuilles fraîchement tombées (apports verticaux de litière évalués en Juillet 2011 sur 3 cours d'eau FM et 3 FSP en Montagne Noire : 34 g masse sèche de litière.m<sup>-2</sup>.mois<sup>-1</sup> et 7 g masse sèche de litière.m<sup>-2</sup>.mois<sup>-1</sup>, respectivement ; données non-publiées). D'autres études ont démontré l'importance de ces chutes estivales de feuilles dans les forêts de feuillus (Richardson, 1992; Hoover *et al.*, 2011).

La décomposition des litières dans les ruisseaux est plus souvent estimée dans les zones d'érosion telles que les radiers, alors que les zones de dépôt sont évitées en raison du risque d'enfouissement des sacs de litière. Cependant, les zones de dépôt peuvent être des lieux privilégiés de décomposition des litières (p. ex. Kobayashi et Kagaya, 2005). Cette idée est soutenue par les taux extrêmement élevés de décomposition des litières qui ont été relevés

dans cette étude (jusqu'à  $0,41 \text{ jour}^{-1}$ ). En comparaison, les taux de décomposition de feuilles d'aulne exposées dans des sacs à litières de grosses mailles placés dans des radiers sont généralement inférieures à  $0,1 \text{ jour}^{-1}$  (p. ex. Gessner et Chauvet, 2002; Hladyz *et al.*, 2010). Dans les zones de dépôt, le remaniement sédimentaire peut contribuer à maintenir un taux élevé de décomposition des litières comme le suggère la congruence partielle entre le taux de remaniement sédimentaire de surface et le taux de décomposition des litières (**Figure V.5**). La bioirrigation, quant à elle, peut améliorer le conditionnement et la minéralisation des feuilles mortes par les décomposeurs microbiens à travers l'augmentation du transfert de nutriments du sédiment vers les feuilles mortes (Mermillod-Blondin, 2011; Hunting *et al.*, 2012). De plus, le déblayage du sédiment de la surface des feuilles mortes par les invertébrés peut réduire les effets néfastes de la sédimentation et de l'enfouissement de la litière sur le taux de décomposition (Creed *et al.*, 2010; Sanpera-Calbet *et al.*, 2012).

*Sericostoma* était le seul taxon impliqué à la fois dans le remaniement sédimentaire de surface et dans la décomposition des litières. Aussi, ces deux processus dépendent d'assemblages d'invertébrés taxinomiquement distincts avec des traits de réponse potentiellement différents. Toutefois, cela ne signifie pas que ces processus ne devraient pas varier de façon congruente. En effet, la litière de feuilles était la principale source d'énergie pour les réseaux trophiques des ruisseaux densément couverts par la canopée de la ripisylve. Par conséquent, l'activité de remaniement sédimentaire des invertébrés, notamment des prédateurs remanieurs (*Glossiphonia*, *Cordulegaster*, *Odontocerum albicorne*, *Sialis*, *Dicranota*, *Hexatoma*), requiert d'être alimentée par l'énergie libérée à partir de la litière de feuilles et incorporée dans le compartiment détritivore sous forme de biomasse (Wallace *et al.*, 1997). Cette hypothèse de contrôle par le bas ("bottom-up") est soutenue par la relation positive entre les taux de remaniement sédimentaire de surface et de décomposition des litières dans les ruisseaux de forêt mature (FM). La disparition de cette relation en forêt au stade précoce (FSP) peut, en outre, indiquer que les invertébrés remanieurs recourent à des sources d'énergie alternatives dans les ruisseaux sous canopée ouverte. Dans ces cours d'eau, la production primaire autochtone n'est pas négligeable et doit contribuer de manière significative aux flux d'énergie dans les réseaux trophiques de ruisseau (Vannote *et al.*, 1980; Finlay, 2001). Par conséquent, la consommation de proies herbivores par les prédateurs remanieurs pourrait expliquer pourquoi les taux de remaniement sédimentaire de surface corrigés par la température étaient plus élevés dans les sites FSP que dans les sites FM lorsque la décomposition de la litière était lente ( $<0,01 \text{ degré.jours}^{-1}$ ; Figure V.5 : zone grisée).



## V.E. Conclusion du chapitre

En conclusion, cette étude montre comment la structure et les processus des zones de dépôt dans les ruisseaux peuvent améliorer notre compréhension de l'écologie des cours d'eau. Les invertébrés benthiques dans ces habitats semblent être très sensibles aux changements de forêt, et en particulier aux conséquences de ces changements sur la température. Ce facteur écologique façonne la structure et la diversité des communautés d'invertébrés des cours d'eau. La ripisylve semble déterminer également le taux de remaniement de sédiments fins par les invertébrés, sous-entendant l'existence d'une piste intéressante selon laquelle les usages des zones riveraines peuvent affecter indirectement les processus écologiques et géomorphologiques dans les ruisseaux de tête de bassin. Dans notre étude, les effets d'un changement de stade de végétation riveraine sur le taux de décomposition sont très variables et ne soutiennent pas l'hypothèse selon laquelle la sylviculture réduit la dynamique de la matière organique dans les ruisseaux. Néanmoins, comme suggéré dans des études antérieures (Kobayashi et Kagaya, 2005), les déchiqueteurs des zones de dépôt peuvent entretenir un flux d'énergie très rapide de la litière de feuilles vers les niveaux trophiques supérieurs et ainsi masquer un effet de la sylviculture. Pour finir, même si elles ne représentent qu'une petite fraction de l'habitat benthique, les zones de dépôt ont le potentiel de renforcer les liens forêt-ruisseau.



**Chapitre VI. Quantification du  
remaniement sédimentaire induit par 4  
taxons caractéristiques des zones de  
dépôt**



## Quantification du remaniement sédimentaire induit par 4 taxons caractéristiques des zones de dépôt

L'importance du remaniement sédimentaire induit par la macrofaune dans les zones de dépôt a été démontrée au chapitre précédent. Ce processus est modulé par des facteurs environnementaux (p.ex. température, gestion forestière). Cependant, l'implication des espèces considérées comme remanieuses de sédiment et présentes dans ces zones de dépôt reste à définir. En effet, des différences entre espèces ont été observées lors de la mise au point de la méthode de mesure du remaniement (**Chapitre IV**) et des hypothèses sur le contrôle biotique du remaniement sédimentaire dans ces habitats ont été proposées au chapitre précédent (**Chapitre V**).

Ce chapitre présente une série d'expérimentations en laboratoire réalisées afin de tester les différences de remaniement sédimentaire entre taxons présumés remanieurs (quantitatif et qualitatif). Les effets des facteurs biotiques sur ce processus, tels que l'effet des modes de remaniements, des interactions intra-spécifiques ou de composition taxonomique des communautés, y sont discutés.

### **VI.A. Introduction**

Des organismes tels que l'écrevisse ou les poissons ont été identifiés comme remanieurs de sédiments dans de précédentes études (Statzner, 2012). Cependant, dans les ruisseaux de tête de bassin de la montagne noire, les organismes benthiques sont principalement des invertébrés de petite taille (<50 mm). Par ailleurs, la variation de la densité des organismes remanieurs, mise en évidence suite à la perturbation de végétation riveraine, impacte le remaniement sédimentaire de surface comme observé au cours de l'expérience *in situ* (**Chapitre V**). La connaissance des facteurs biotiques impliqués dans ce processus en zone de dépôt est donc essentielle à la compréhension et à l'explication des variations observées de ce processus. L'étude du remaniement sédimentaire induit par des taxons identifiés comme remanieurs semble être une première étape vers la compréhension des mécanismes de régulation de ce processus. Par ailleurs, en faisant varier la densité d'individus d'un même taxon nous pouvons aborder un premier mécanisme biotique de régulation du remaniement : la compétition intra-spécifique. La compétition intra-spécifique peut être de

nature indirecte, par exploitation d'une même ressource (c.-à-d. un individu compétiteur consomme une ressource qui ne sera plus disponible pour un autre), ou directe par interférence (p. ex. défense d'un territoire, combat pour la reproduction) (Begon *et al.*, 2006). D'une manière générale, la compétition intra-spécifique fait intervenir les deux composantes. Par exemple, dans l'étude de Griffith et Poulson (1993) les coléoptères carabidés adultes *Neapheanops tellkampfi* vivant dans des grottes du Kentucky, sont en compétition entre eux uniquement (pas d'espèce compétitrice pour la nourriture) et n'ont qu'un seul type de nourriture – des œufs de criquet, qu'ils atteignent en creusant des trous dans le sol sablonneux de la grotte. D'une part, les carabidés subissent indirectement l'exploitation : ils réduisent la densité de leur ressource puis voient leur fécondité diminuer lorsque la disponibilité en nourriture est faible. Mais ils subissent également directement l'interférence : à la densité la plus élevée, les carabidés se battent plus, consacrant moins de temps à la recherche de nourriture, creusant des trous de moins en moins profonds et mangeant beaucoup moins d'œufs qu'observé lors d'une diminution de ressource seule. De même, une expérience menée à Rimouski (Québec, Canada) sur le ver marin *Nereis virens* a montré que lorsque la densité de l'animal augmente de 1,9 à 5,7 individus.m<sup>-2</sup> par microcosme le temps alloué à l'activité d'agression est multiplié par 8 (Miron *et al.*, 1992).

Afin de mieux comprendre le processus de remaniement sédimentaire de surface nous avons cherché à identifier l'implication de divers organismes dans la variation de ce processus. Nous avons sélectionné 4 taxons présents dans les zones de dépôt, de relativement grande taille comparé aux autres organismes présents (>1 cm) et avec une activité de fouissage suggérée, mais non quantifiée, dans la littérature.

Le second objectif de cette étude en conditions contrôlées est d'étudier le lien biologique potentiel entre le processus de remaniement sédimentaire de surface et de décomposition des litières à l'aide d'un taxon impliqué dans les deux processus. Ce lien a été abordé dans une précédente étude (**Chapitre V**), notamment du fait que le remaniement sédimentaire peut influencer la décomposition en stimulant les processus microbiens impliqués dans la décomposition (Mermillod-Blondin, Gaudet, *et al.*, 2003; Mermillod-Blondin, Gaudet, *et al.*, 2004; Mermillod-Blondin, Rosenberg, *et al.*, 2004; Hunting *et al.*, 2012) ou encore en influençant la répartition et l'accès à la litière des invertébrés déchiqueteurs (Creed *et al.*, 2010).

## VI.B. Matériel et méthodes

### VI.B.1. Taxons

Les taxons utilisés lors de ces expériences de quantification de remaniement sédimentaire de surface ont été sélectionnés à la suite de l'étude de la communauté macrofaunique des zones de dépôt (**Chapitre III.D.3**), le choix se base sur le comportement de fouissage (**Tableau VI.1**), leur taille et leur importance dans les zones de dépôt (densité et biomasse). Quatre taxons ont été retenus pour leur impact différent les uns des autres sur le sédiment. Les densités utilisées lors des expériences correspondent à celles trouvées en moyenne dans les zones de dépôt naturelles (**Chapitre III**). Pour chaque taxon, deux densités, basse et haute (double de la basse), ont été utilisées pour connaître l'impact de l'interférence intraspécifique sur les processus étudiés. Les organismes de derniers stades larvaires ont été utilisés pour leur taille afin d'obtenir un remaniement facilement mesurable. Afin de placer les individus en compétition pour la nourriture, les organismes ont été placés en présence de source de nourriture identique entre tous les bacs, quelle que soit la densité utilisée pour chaque taxon. A la fin des expériences prédateurs-proies, le nombre de proies vivantes a été noté. Le **Tableau VI.1** récapitule les conditions expérimentales pour chaque taxon.

La larve d'Odonate *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) est un prédateur qui s'enfouit dans le sédiment pour se cacher de ses proies (voir description du taxon au chapitre III.D.3). Au cours de l'expérience, des individus de *C. boltonii* de taille comprise entre 30 et 40 mm ont été utilisés, 1 individu a été placé par microcosme pour la densité basse (20,9 individus.m<sup>-2</sup>) ou 2 individus pour la densité haute (41,8 individus.m<sup>-2</sup>). Ces larves prédatrices ont été placées en présence de 12 gammares de l'espèce *Gammarus fossarum* (Linnaeus, 1758) par microcosme. Le Gammare ne remanie pas suffisamment la surface pour être une source de variation du taux de remaniement sédimentaire de surface obtenu pour *C. boltonii* (voir discussion du **Chapitre IV**).

La larve d'Ephemère *Ephemera danica* (Müller, 1764) est un invertébré détritivore filtreur qui creuse des terriers en forme de U (voir description du taxon au **Chapitre III.D.3**). Pour les larves *E. danica*, 5 individus ont été placés par microcosme pour la densité basse (104,5 individus.m<sup>-2</sup>) ou 10 individus pour la densité haute (209 individus.m<sup>-2</sup>). Les individus d'*E. danica* utilisés avaient une taille comprise entre 20 et 25 mm. Une couche de 0,7 g de feuilles d'aulne (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. 1790) broyées a été placée à 2 mm sous la surface du sédiment pour servir de source de nourriture.

La larve de trichoptère *Sericostoma* sp. est un déchetiqueur consommateur de litière qui se nourrit à la surface du sédiment la nuit et reste enfoui dans le sable le jour (voir description du taxon au **Chapitre III.D.3**). Au cours de l'expérience, 5 larves de *Sericostoma* ont été placées par microcosme pour la densité basse ( $104,5 \text{ individus.m}^{-2}$ ) ou 10 individus pour la densité haute ( $209 \text{ individus.m}^{-2}$ ). Les individus de *Sericostoma* utilisés avaient une taille comprise entre 10 et 15 mm. Les larves déchetiqueuses de *Sericostoma* ont été placées en présence de 0,7 g de feuilles d'aulne entières posées à la surface du sédiment.

La larve de diptère *Hexatoma* sp. est prédatrice, pour trouver ses proies elle prospecte le sable (voir description du taxon au **Chapitre III.D.3**). Au cours de l'expérience, 3 ou 6 larves d'*Hexatoma* par microcosme (densités basse et haute respectivement  $62,7$  et  $125,4 \text{ individus.m}^{-2}$ ) d'une taille comprise entre 12 et 18 mm ont été utilisées. Les larves d'*Hexatoma* ont été mises en présence de 9 chironomes (*Chironomus riparius* (Meigen, 1804)).

**Tableau VI.1** Résumé des conditions expérimentales et des caractéristiques des taxons utilisés.

Paramètres			Unité	<i>Cordulegaster boltonii</i>	<i>Ephemera danica</i>	<i>Sericostoma</i> sp.	<i>Hexatoma</i> sp.
Comportement de fouissage				Ferreras-Romero <i>et al.</i> , 1999 ; Westfall <i>et al.</i> , 1996	Armitage <i>et al.</i> , 1989 ; López-Rodríguez <i>et al.</i> , 2009	Wagner, 1990 ; Wagner, 1991	Byers, 1996
Densités utilisées	Basse	ind.m <sup>-2</sup>		20,9 (1)	104,5 (5)	104,5 (5)	62,7 (3)
	Haute	ind.m <sup>-2</sup>		41,8 (2)	209,0 (10)	209,0 (10)	125,4 (6)
Taille individuelle	min-max	mm		30 - 40	20 - 25	10 - 15	12 - 18
Biomasse individuelle	M	g pssc		$169,7 \cdot 10^{-3}$	$12,1 \cdot 10^{-3}$	$4,9 \cdot 10^{-3}$	$4,6 \cdot 10^{-3}$
Température eau	M±ET	°C		$9,3 \pm 0,3$	$9,6 \pm 0,3$	$9,7 \pm 0,3$	Ø
Durée d'expérimentation		jour		10	10	10	10
Microcosme	Surface	m <sup>2</sup>		0,04785	0,04785	0,04785	0,04785
Sable	D10-D90	µm		454,7 - 1256,7	454,7 - 1256,7	454,7 - 1256,7	454,7 - 1256,7
Luminophores	D10-D90	µm		154,8 - 521,4	154,8 - 521,4	154,8 - 521,4	154,8 - 521,4
Nourriture				12 <i>Gammarus pulex</i>	0,7g feuilles d'aulne broyées	0,7g feuilles d'aulne entières	9 <i>Chironomus riparius</i>

pssc : poids sec sans cendres



Les organismes ont été récoltés dans des ruisseaux de tête de bassin (ordre inférieur à 3) situés en montagne Noire (Sud-est du massif central). Les organismes du taxon *Sericostoma* ont été récoltés en Janvier 2012 dans le ruisseau du Bernazobre. Les individus des taxons *C. boltonii*, *E. danica*, *Hexatoma* et *G. pulex* ont été récoltés en Novembre 2012 dans les ruisseaux Bergnassonne, Bernazobre et Lampy. Les *C. riparius* utilisés pour nourrir les *Hexatoma* étaient issus d'un élevage en laboratoire. Les organismes sont conservés 10 (*Sericostoma*, *Hexatoma*) à 30 jours (*C. boltonii*) en aquarium au laboratoire où ils sont acclimatés à la température, à l'eau et au cycle jour/nuit (12/12) avant d'être utilisés dans les expérimentations.

### VI.B.2. Remaniement sédimentaire

Le remaniement sédimentaire a été évalué selon la méthode de disparition du traceur particulaire en laboratoire décrite au **Chapitre IV** pour *Sericostoma* sp.. 8 répliques par condition ont été réalisées. A la fin de chaque expérience les organismes de chaque microcosme ont été collectés et leur biomasse sèche sans cendres a été déterminée par perte au feu. Seules 3 larves d'*E. danica* et 2 larves d'*Hexatoma* ont été retrouvées mortes.

Le taux de remaniement sédimentaire de surface (*RSS*) a été calculé à l'aide des deux méthodes de calcul possibles (voir **Chapitre III**) de manière à obtenir le *RSS* soit en  $\text{jour}^{-1}$  (exponentiel) pour la corrélation avec le processus de décomposition des litières ou en  $\text{cm}^2.\text{jour}^{-1}$  (régression linéaire) sinon. Les coefficients ainsi obtenus pour des microcosmes contenant plusieurs individus, peuvent être ramenés à l'individu afin effectuer une comparaison entre taxons, ceci en divisant par le nombre d'individus présents, ils ont été, dans ce cas, exprimés en  $\text{cm}^2.\text{j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ . Le *RSS* a également été ramené au biovolume des remanieurs potentiels (les individus ont été assimilés à des cylindres), il a alors été exprimé en  $\text{cm}^2.\text{j}^{-1}.\text{cm}^{-3}$ . La mortalité des individus n'a pas été prise en compte dans la mesure où les organismes retrouvés morts à la fin de l'expérimentation ont été trouvés dans le sédiment, ils ont donc en partie participé au remaniement mesuré et, d'autre part, le moment de leur mort n'a pu être connu du fait de leur enfouissement.

### VI.B.3. Décomposition

Le taxon *Sericostoma* a été identifié pour être impliqué à la fois dans le processus de remaniement sédimentaire et dans la décomposition des litières végétales en tant que

déchiqueteur (Wagner, 1991). Le processus de décomposition des litières étant un processus écosystémique déjà très étudié en milieu de tête de bassin, un suivi de ce processus a été réalisé au cours d'une même expérience afin d'observer un potentiel lien entre décomposition des litières et remaniement sédimentaire.

Des lots de  $7 \pm 0,01\text{g}$  (4 feuilles) ont été conditionnées dans des sacs à litières de 250  $\mu\text{m}$  de maille et placées durant 7 jours dans une dérivation d'un ruisseau de tête de bassin de la Montagne Noire afin d'être colonisées par les micro-organismes consommateurs de litière. Puis elles ont été récupérées et congelées ( $-20^{\circ}\text{C}$ ) pour servir lors des expériences. Des contrôles de perte de masse pouvant avoir lieu sur le terrain ont été faites. Les feuilles ont été décongelées 1 jour avant le début l'expérience et un lot (4 feuilles) de feuilles a été posé librement sur le sédiment dans chaque microcosme de l'expérience avec *Sericostoma*.

A la fin de l'expérience, les feuilles ont été récupérées. Pour certains échantillons, la masse sèche sans cendres (MSSC) de ces feuilles a été obtenue par perte au feu (passage au four  $450^{\circ}\text{C}$ , 6h) puis pesée (précision  $\pm 0,00001\text{ g}$ ).

Un suivi de la surface foliaire a également été réalisé en plus de la perte de masse foliaire. Les taux de décomposition ( $k$  et  $k_{\text{surf}}$  ; perte de masse foliaire et de surface foliaire respectivement) ont ensuite été obtenus selon une fonction exponentielle et exprimés en  $\text{j}^{-1}$ . Les étapes de ces méthodologies sont présentées dans le **Chapitre II.B.2.a**.

Le taux de consommation relatif des feuilles d'aulne par les individus de *Sericostoma* ont été calculé de manière à ramener la perte de masse foliaire à une biomasse de déchiqueteurs. Le TCR est obtenu selon la formule :

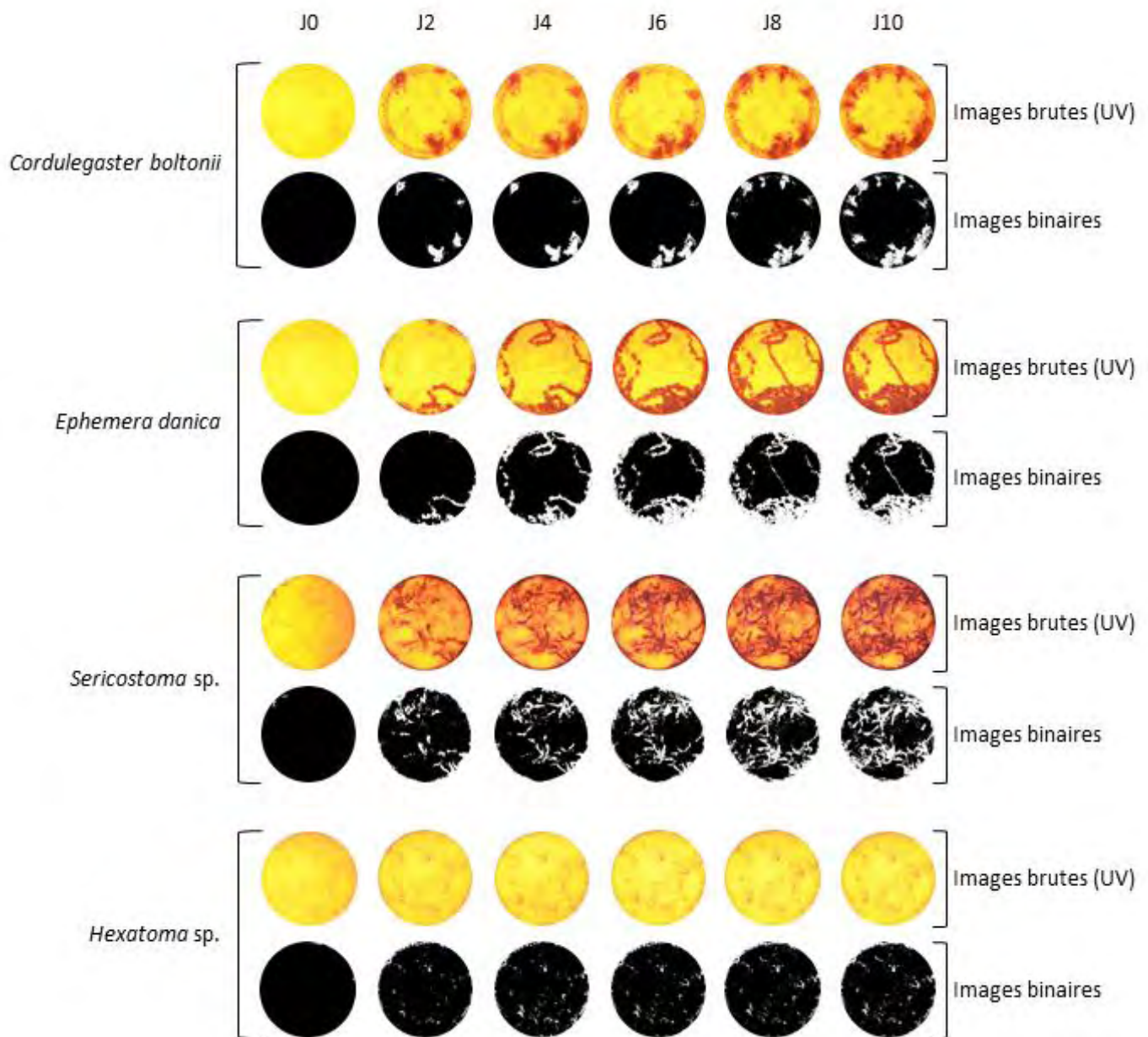
$$TCR = \frac{M_2 - M_1}{m \times T}$$

avec  $M_1$  la masse de feuilles avant expérimentation et  $M_2$  la masse de feuille après,  $m$  la biomasse de déchiqueteurs et  $T$  le temps d'expérimentation en jours.

#### VI.B.4. Statistiques

Les études statistiques ont été réalisées avec le logiciel d'analyse R (R Development Core Team, 2011). Une analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour connaître l'effet du taxon et de la densité sur les variables. Pour se placer dans des conditions de normalité et d'homogénéité des variances, les taux de remaniement sédimentaire par biovolume ont subi une transformation racine carrée et les taux de décomposition une transformation inverse. Un

test de Tukey HSD (test de la différence franchement significative) a ensuite été réalisé pour connaître la différence entre chaque taxon ou entre chaque densité. La différence de perte de masse foliaire a été évaluée à l'aide d'un test de Wilcoxon, la normalité n'étant pas respectée. L'étude du lien entre les processus de décomposition et de remaniement sédimentaire de surface a été effectuée par régression linéaire.



**Figure VI.1** Exemple d'évolution de la couche de traceur (jaune-orangé) au cours du temps pour chaque taxon, image avant et après binarisation des pixels. Après binarisation, les luminophores sont en noir.

## VI.C. Résultats

### VI.C.1. Remaniement sédimentaire de surface

A la fin des expériences prédateurs-proies, aucune proie n'avait survécu. Les taux de remaniement sédimentaire de surface obtenus pour chaque taxon et chaque densité sont présentés dans la **Figure VI.2**. Le remaniement mesuré (**Figure VI.2.a**) pour la densité basse (DB) de la larve d'*Hexatoma* est le plus faible ( $3,9 \pm 0,6 \text{ cm}^2.\text{j}^{-1}$ ) alors que celui pour la densité haute (DH) de la larve de *Sericostoma* est le plus fort ( $19,6 \pm 2,5 \text{ cm}^2.\text{j}^{-1}$ ).

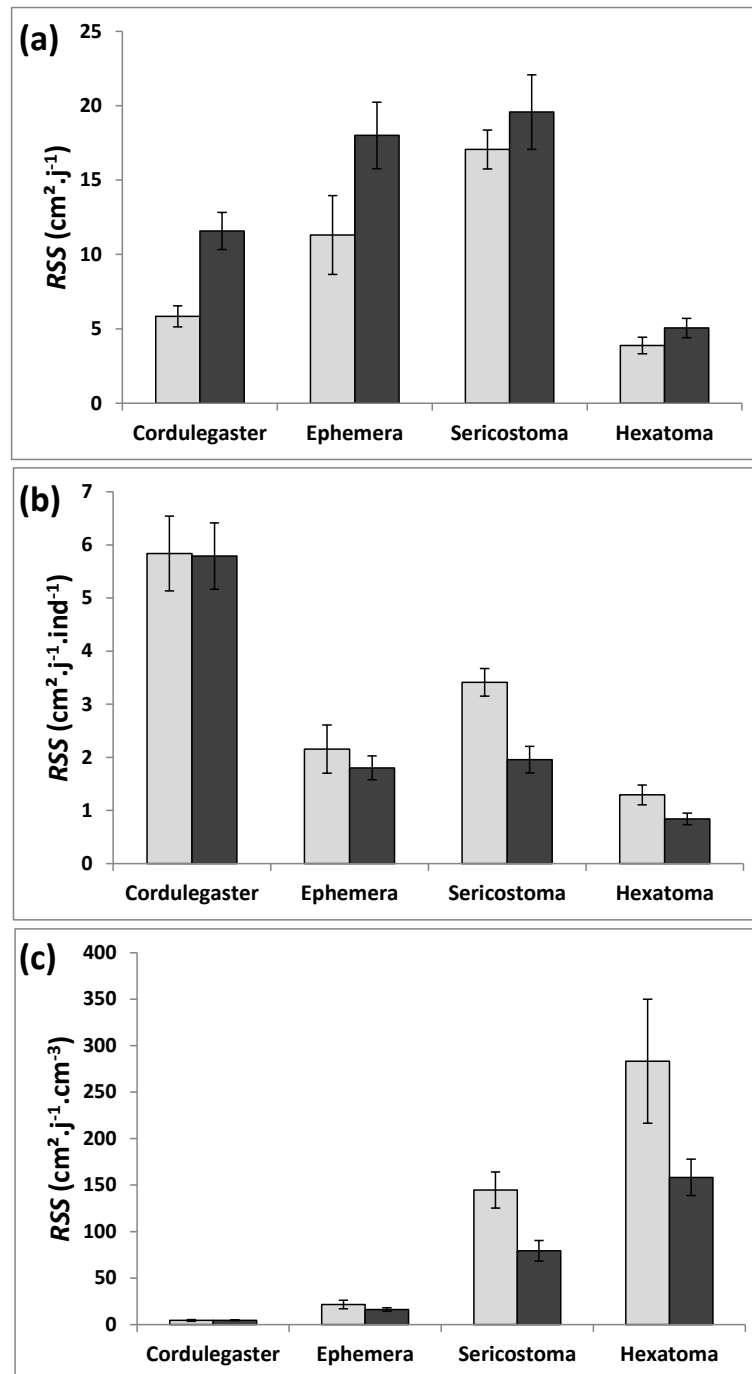
Le taux de remaniement sédimentaire de surface varie significativement entre les taxons et entre les densités (ANOVA ; taxon :  $F_{3,56}=26,568$ ,  $p<0,0001$  et densité :  $F_{1,56}=11,389$ ,  $p=0,0014$ ), mais il n'y a pas d'effet de l'intersection des deux facteurs (ANOVA ;  $F_{3,56}=1,195$ ,  $p=0,3199$ ). Le test de Tukey révèle que les RSS de *Cordulegaster* et *Hexatoma* sont significativement plus faibles que ceux de *Ephemera* et *Sericostoma* ( $p<0,05$ ) et que le RSS de la densité haute est significativement supérieur à celui de la densité basse ( $p=0,0013$ ).

En ramenant le RSS à l'individu (**Figure VI.2.b**), le RSS individuel diffère significativement entre les taxons et entre les densités (ANOVA ; taxon :  $F_{3,56}=88,366$ ,  $p<0,0001$  et densité :  $F_{1,56}=8,881$ ,  $p=0,0042$ ). L'intersection des deux facteurs est proche de la significativité (ANOVA ;  $F_{3,56}=2,445$ ,  $p=0,0734$ ). Le test de Tukey révèle que le RSS individuel varie entre tous les taxons ( $p<0,05$ ) sauf entre *Cordulegaster* et *Ephemera* ( $p>0,05$ ). Les hautes densités présentent un RSS individuel significativement inférieur à celui des basses densités ( $p=0,043$ ). Il semblerait qu'à l'échelle de l'individu, *Cordulegaster* est l'espèce la plus efficace ( $5,81 \pm 0,7 \text{ cm}^2.\text{j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ ), *Hexatoma* restant la moins efficace ( $1,07 \pm 0,14 \text{ cm}^2.\text{j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ ).

Le RSS ramené au biovolume de remanieurs (**Figure VI.2.c**), diffère significativement entre les taxons et dans une moindre significativité entre les densités (ANOVA ; taxon :  $F_{3,56}=51,451$ ,  $p<0,0001$  et densité:  $F_{1,56}=4,026$ ,  $p=0,0496$ ), mais il n'y a pas d'effet de l'intersection des deux facteurs (ANOVA ;  $F_{3,56}=1,128$ ,  $p=0,3454$ ). Le test de Tukey révèle que le RSS individuel varie entre tous les taxons ( $p<0,05$ ) seul le RSS d'*Ephemera* ne diffère pas de celui de *Sericostoma* et *Hexatoma* ( $p>0,05$ ). Les hautes densités présentent un RSS individuel significativement inférieur à celui des basses densités ( $p=0,0496$ ). *Cordulegaster* présente un RSS significativement inférieur aux autres taxons ( $p<0,05$ ).

Si on considère tous les microcosmes de toutes les expériences confondues, le taux de remaniement sédimentaire de surface total n'est pas corrélé à la biomasse totale des individus

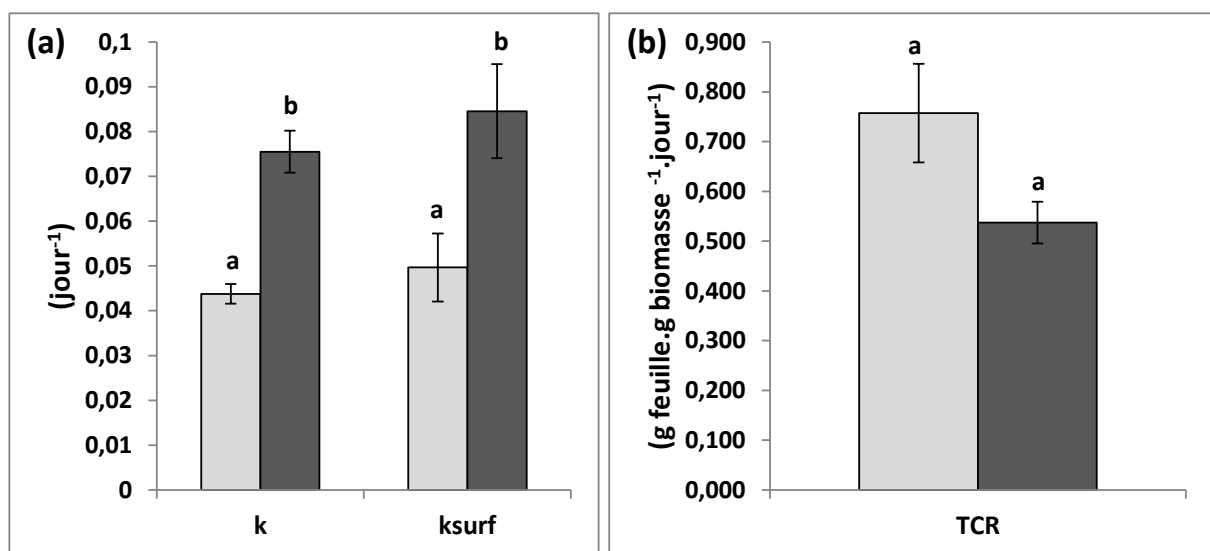
par microcosme (régression linéaire :  $n=64$  ;  $F_{1,62}=0,009$  ;  $p=0,92$  ;  $R^2<0,01$ ) ni au biovolume total des individus (régression linéaire :  $n=64$  ;  $F_{1,62}=0,08$  ;  $p=0,77$  ;  $R^2<0,01$ ). Par contre, une fois ramené à l'individu, le RSS individuel est fortement corrélé à la biomasse individuelle (régression linéaire :  $n=64$  ;  $F_{1,62}=95,3$  ;  $p<0,001$  ;  $R^2=0,60$ ) ainsi qu'au biovolume individuel (régression linéaire :  $n=64$  ;  $F_{1,62}=95,2$  ;  $p<0,001$  ;  $R^2=0,60$ ).



**Figure VI.2** Taux de remaniement sédimentaire de surface (RSS) pour chaque taxon et chaque densité (moyenne  $\pm$  erreur standard). Pour chaque taxon la basse densité est représentée en gris clair et la haute densité (2 fois la basse densité) en gris foncé. (a) RSS total exprimé en  $\text{cm}^2 \cdot \text{j}^{-1}$  ; (b) RSS individuel exprimé en  $\text{cm}^2 \cdot \text{j}^{-1} \cdot \text{ind}^{-1}$  ; (c) RSS ramené au biovolume total des individus exprimé en  $\text{cm}^2 \cdot \text{j}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$ . Les valeurs des densités respectives de chaque taxon sont présentées dans le texte.

### VI.C.2. Lien entre décomposition de la litière végétale et remaniement sédimentaire pour *Sericostoma*

La perte de masse sèche des feuilles est en moyenne de  $0,19 \pm 0,01\text{g}$  pour la densité basse de *Sericostoma* et de  $0,28 \pm 0,02\text{g}$  pour la densité haute. La perte de surface foliaire est en moyenne de  $44,4 \pm 2,7 \text{ cm}^2$  et  $61,6 \pm 5,3 \text{ cm}^2$  pour les densités basses et hautes respectivement. La différence de perte de masse sèche ou de surface est significative entre les deux densités (Wilcoxon,  $W=62$ ,  $p=0,002$  et  $W=54$ ,  $p=0,02$  respectivement). Les deux pertes de masse et de surface sont fortement corrélées entre elles (régression linéaire,  $F_{14}=95,7$ ,  $p<0,001$ ,  $R^2=0,86$ ).



**Figure VI.3** Décomposition des feuilles d'aulne : (a) vitesse de perte de masse foliaire (k) et vitesse de perte de surface foliaire (ksurf) et (b) taux de consommation relatif (TCR). Les moyennes et erreur standard des mesures obtenues pour la densité basse (gris clair) et la densité haute de *Sericostoma* (gris foncé) sont données.

La vitesse de décomposition des feuilles d'aulne ( $k$ ) est de  $0,045 \pm 0,002 \text{ j}^{-1}$  pour la densité la plus faible et de  $0,077 \pm 0,008 \text{ j}^{-1}$  pour la densité haute de *Sericostoma* (**Figure VI.3.a**), la différence entre les deux est significative pour chaque méthode (ANOVA ; masse :  $F_{1,14}=16,05$ ,  $p=0,0013$  et surface :  $F_{1,14}=9,174$ ,  $p=0,009$ ). Le taux de consommation relatif (TCR) des feuilles d'aulne par la biomasse de *Sericostoma* (**Figure VI.3.**) ne diffère pas significativement entre les densités (ANOVA ;  $F_{1,14}=4,194$ ,  $p=0,598$ ). En outre, la vitesse de

perte de masse foliaire  $k$  est fortement corrélée à la vitesse de perte de surface foliaire  $k_{surf}$  (régression linéaire basse,  $R^2=0,94$ ,  $F_{1,14}=232,9$ ,  $p<0,001$ ).

La vitesse de perte de surface foliaire  $k_{surf}$  n'est pas corrélée à la vitesse de remaniement sédimentaire  $RSS$  (régression linéaire basse,  $R^2=0,19$ ,  $F_{1,14}=4,56$ ,  $p=0,051$ ) et la vitesse de perte de masse foliaire  $k$  est faiblement corrélée à la vitesse de remaniement sédimentaire  $RSS$  (régression linéaire basse,  $R^2=0,22$ ,  $F_{1,14}=5,32$ ,  $p=0,037$ ).

## VI.D. Discussion

### VI.D.1. Remaniement sédimentaire de surface des différentes espèces

#### VI.D.1.a. Différences quantitatives entre taxons

La quantification du remaniement sédimentaire de surface effectuée lors de cette expérience a permis de confirmer la capacité de remaniement sédimentaire de surface de quatre taxons caractéristiques de zone de dépôt. Notre étude nous a permis d'évaluer la variabilité interspécifique du taux de remaniement sédimentaire de surface ( $RSS$ ). Ceci est potentiellement lié à des différences morphologiques et de comportement des taxons étudiés comme le confirme la corrélation observée entre le  $RSS$  individuel et le biovolume et la biomasse des individus. L'activité de recherche de nourriture est un moteur de la bioturbation. En effet, de précédents travaux ont montré que le volume de sédiment déplacé en surface par *Abra ovata* était directement relié à l'activité de recherche de nourriture de l'animal (Grémare *et al.*, 2004; Maire *et al.*, 2007). Ainsi, il est certainement possible d'expliquer le remaniement sédimentaire de surface de *Sericostoma* et *Hexatoma* par leur prospection continue du milieu à la recherche de nourriture lors des phases d'activités. L'activité de remaniement de *Cordulegaster boltonii* est également reliée à l'activité trophique de l'espèce puisque son enfouissement dans le sable constitue une stratégie de chasse privilégiée, elle se dérobe ainsi à la vue de ses proies pour attendre que celles-ci passent à sa portée pour les capturer. Par ailleurs, ses périodes d'activité sont erratiques et par conséquent le remaniement induit l'est également (Chovet, 1976; Prodon, 1976; Marczak *et al.*, 2006). La grande taille (>30mm) de *C. boltonii* en fait un bioturbateur important même à très faible densité comme le montre son  $RSS$  individuel nettement plus élevé que les autres espèces et notamment que *Hexatoma* qui présente le  $RSS$  individuel le plus faible et qui est également une des espèces les plus petites en taille (12-18mm). Cependant, une fois ramené au biovolume, le taux de

remaniement sédimentaire de surface de *C. boltonii* devient significativement plus faible que celui des autres espèces. Dans notre étude, le taux de remaniement sédimentaire de surface individuel est corrélé au biovolume et à la biomasse individuels des espèces remanieuses. Cependant, nous observons des différences importantes des *RSS* ramenés au biovolume (Figure VI.3.c) entre les espèces. La différence de *RSS* ramené au biovolume entre *C. boltonii* et *Hexatoma* peut être due à la différence de temps d'activité de fouissage entre ces deux prédateurs qui n'ont pas la même stratégie. En effet, *C. boltonii* se déplace uniquement pour rechercher une zone de chasse plus favorable (Heymer, 1973; Chovet, 1976), de manière épisodique (c.-à-d. en moyenne 2,5 changements de posture par nuit; Pierre-Baroux, 1985) alors que *Hexatoma* prospecte le substrat de manière plus continue pour aller chercher activement ses proies.

**Tableau VI.2** Hypothèses d'explication des différences de taux de remaniement sédimentaire de surface entre les quatre taxons utilisés.

	<i>Cordulegaster boltonii</i>	<i>Sericostoma</i> sp.	<i>Ephemera danica</i>	<i>Hexatoma</i> sp.
<i>RSS</i> individuel (cm <sup>2</sup> .jour <sup>-1</sup> )	5,8±0,5	2,7±0,3	2,0±0,2	1,1±0,1
Biovolume (cm <sup>3</sup> )	1,389±0,086	0,025±0,001	0,108±0,0046	0,005±0,001
Type d'activité	Enfouissement sub-surface et changement de lieu	Enfouissement sub-surface et prospection surface	Terriers en "U" et changement de lieu	Prospection sub-surface et surface
Durée d'activité	De l'ordre de l'heure	Continue la nuit	Irrégulière la nuit	Continue
Trophie	Prédateur d'invertébrés	Déchiqueteur de végétaux	Détritivore	Prédateur d'invertébrés
Facteur prépondérant dans l'activité de remaniement	Dimension	Activité	Dimension et activité	Activité

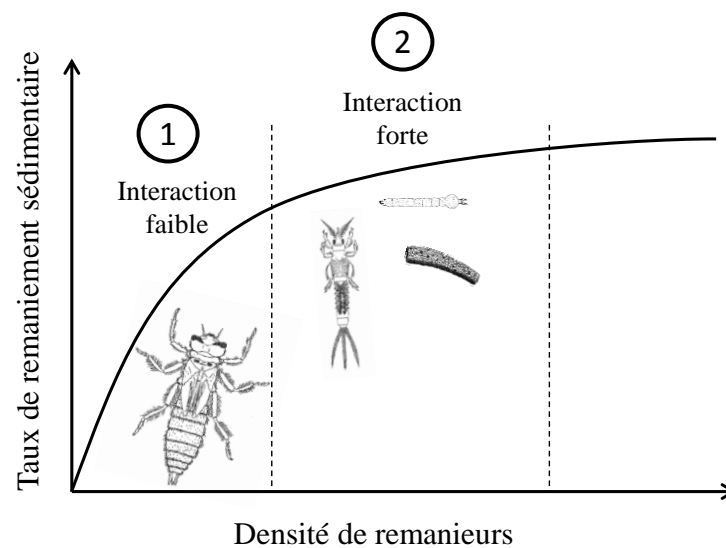
*Ephemera danica* creuse des terriers en forme de U dans lequel elle crée un courant d'eau en faisant battre ses branchies pour se nourrir des particules se trouvant dans ce courant d'eau (Eastham, 1939; Austin et Baker, 1988). Lors de l'étude de l'effet de la taille des particules sur la capacité d' *E. danica* à creuser son terrier, Percival et Whitehead (1926) ont observé que la larve "disparaissait à la vue" (c.à.d. s'enfouissait dans le sédiment), que le microcosme soit exposé à la lumière ou non. Donc a priori, la larve n'a pas de raison de quitter son terrier une fois enfouie, sauf en cas de perturbation des conditions environnementales (Eastham, 1939). En revanche, si la larve ne parvient pas à se nourrir des feuilles broyées enfouies en sub-surface, cela peut expliquer la prospection observée au cours de notre expérience. Le phototropisme de cette espèce la conduit à prospecter d'autres lieux



de fouissage uniquement lors de la phase nocturne de l'expérience ce qui rapproche le remaniement sédimentaire de surface de cette espèce de celui de *Sericostoma* dans le temps et dans le comportement ce qui pourrait expliquer la similitude de leur *RSS* individuel.

#### VI.D.1.b. Effet de l'interférence intra-spécifique

Malgré une variation significative du taux de remaniement sédimentaire de surface (*RSS*) en fonction de la densité sur l'ensemble des taxons, et des densités utilisées différentes entre les taxons, une différence de sensibilité aux interactions spécifiques a été observée. Dans notre étude, seul *C. boltonii* présente un *RSS* significativement doublée lorsque la densité d'organismes est doublée. De plus, le *RSS* individuel de cette espèce n'est pas différentiable selon la densité. De précédentes études ont mis en évidence l'absence chez cette espèce de comportement de territorialité et d'agrégation ainsi qu'une distribution irrégulière de l'activité posturale des individus au cours du temps (Prodon, 1976; Pierre-Baroux, 1985) ce qui explique l'absence ou la faible interférence intra-spécifique (**Figure VI.4**) observée sur l'activité de remaniement sédimentaire de surface.



**Figure VI.4** Relation hypothétique entre le taux de remaniement sédimentaire de surface et la densité d'organismes remanieurs présents dans le milieu. Position potentielle de chaque espèce ( $n=4$  taxons) dans les conditions d'études mises en place.

Pour les autres espèces étudiées, la densité doublée n'entraîne pas le doublement du *RSS* global par microcosme, indiquant l'occurrence d'interférences intraspécifiques. Le taux de remaniement sédimentaire de surface augmente généralement avec la densité de remanieurs jusqu'à un taux maximum, comme cela a déjà été démontré pour le remaniement sédimentaire

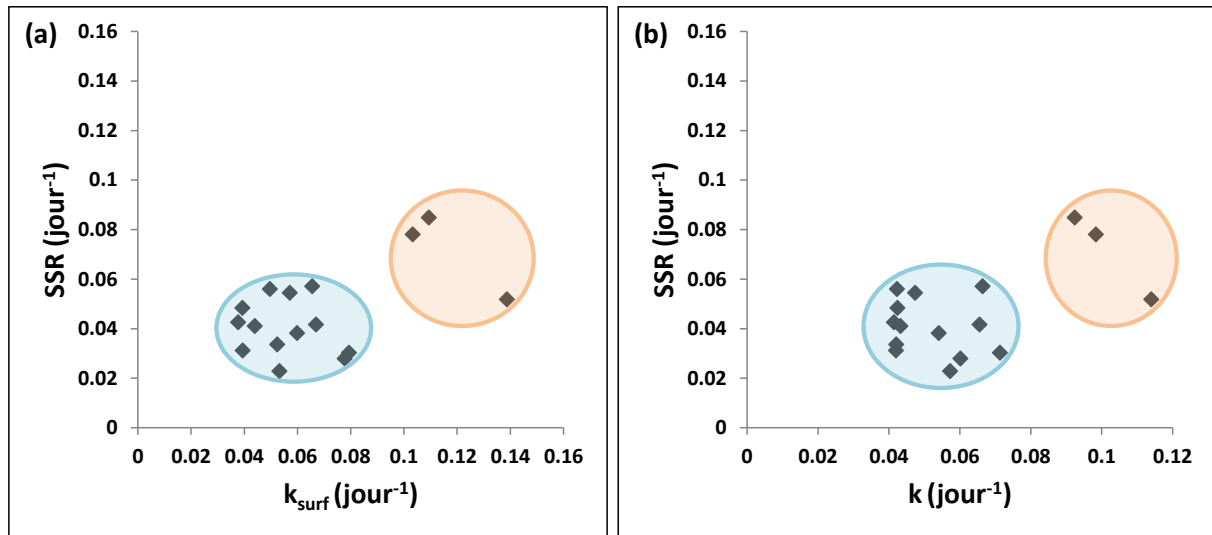
dû à des espèces marines (Sun *et al.*, 1999; Ingalls *et al.*, 2000; Sandnes *et al.*, 2000; Duport *et al.*, 2006; De Backer *et al.*, 2011). Au cours de notre étude, le RSS augmente avec la densité d'organismes même si la différence n'est significative que pour *C. boltonii*. Nous ne sommes en présence que de deux densités par taxon. Il est ainsi possible de penser que, pour *E. danica*, *Sericostoma* et *Hexatoma*, nous nous situons dans la phase d'interaction forte du schéma théorique d'augmentation du taux de remaniement sédimentaire avec la densité d'organismes (**Figure VI.4**). Ceci est également indiqué par la baisse du RSS individuel avec l'augmentation de la densité d'organismes.

#### **VI.D.2. Lien entre décomposition des litières et remaniement sédimentaire de surface**

Le suivi de la consommation de litière par suivi de perte de surface en imagerie permet d'obtenir les mêmes résultats que la perte de masse, mais possède l'avantage de réaliser un suivi cinétique de la consommation de litières.

La densité d'individu de *Sericostoma* influence la décomposition des feuilles d'aulne, le taux de décomposition étant quasiment doublé entre la densité basse et la densité haute d'organismes. Ce résultat est cohérent avec les études précédentes de l'influence de la densité de déchiqueteurs sur le processus de décomposition des litières (Graça, 2001; Sponseller et Benfield, 2001). Par contre, la densité n'influe pas sur le taux de décomposition individuel de *Sericostoma*. La consommation de litière par *Sericostoma* a lieu uniquement la nuit et serait limitée par le contenu gastrique de l'individu et par les autres activités de l'animal comme la construction du fourreau (Wagner, 1990). La consommation journalière de feuille d'aulne d'un individu de *Sericostoma* a été déterminée par Wagner (1990) à 1,46 mg masse sèche de feuille par jour et par Friberg et Jacobsen (1994) à 2,43 mg masse sèche de feuille par jour. Ce qui est beaucoup plus faible que la valeur obtenue lors de notre étude (3,6 à 7,2 mg.j<sup>-1</sup>.ind<sup>-1</sup>). Mais ces études et nos résultats tendent à concevoir qu'il n'existe pas de compétition intraspécifique pour la nourriture pour ce taxon. Ce résultat va à l'encontre du constat d'interférence intraspécifique de ce taxon pour le remaniement sédimentaire. Par ailleurs, la relation entre taux de remaniement sédimentaire de surface et taux de décomposition n'est pas significative. Ceci tend à exclure un lien entre les deux processus. Cependant, deux groupes de valeurs ont pu être mis en évidence sur les relations entre taux de remaniement sédimentaire de surface et taux de décomposition (Figure VI.7). Un groupe de valeurs basses

pour les deux taux et un groupe de valeurs élevées pour les deux taux. La quantité de points dans le deuxième groupe ne permet pas de tester statistiquement la différence entre les deux groupes, cependant cela montre une tendance à une relation entre les deux processus comme le suggèrent les résultats du **Chapitre V**.



**Figure VI.5** Relation entre les processus de décomposition des litières végétales et de remaniement sédimentaire de surface calculés de la même manière : (a) relation entre la vitesse de perte de surface foliaire ( $k_{surf}$ ) et la vitesse de remaniement sédimentaire de surface ( $RSS$ ), (b) relation entre la vitesse de perte de masse foliaire ( $k$ ) et le taux de remaniement sédimentaire de surface ( $RSS$ )

## VI.E. Conclusion du chapitre

Dans ce chapitre nos résultats confirment l'impact substantiel de quatre taxons d'invertébrés benthiques de ruisseau sur le sédiment de surface. L'espèce la plus efficace est la larve de *Cordulegaster boltonii*. Cette étude a également permis de mettre en évidence différents facteurs biotiques influençant le remaniement sédimentaire de surface. Sur la base de nos résultats, un classement de ces facteurs par ordre d'importance décroissante de leur effet sur le remaniement des espèces peut être proposé. Dans ce classement, la taille du corps l'animal arriverait en premier, puisque ce facteur apparaît déterminant sur l'action individuelle de déplacement du sédiment en accord avec Gilbert *et al.* (2007), le comportement de mobilité arriverait en second et la densité dont l'effet est modulé par l'interférence intraspécifique serait en dernière position. A taille similaire, le comportement contribue à la grande variabilité interspécifique du taux de remaniement.

Par ailleurs, la possibilité d'une corrélation entre remaniement sédimentaire et décomposition de la litière a été soulignée pour le taxon déchiporteur-remanieur. Ce dernier point serait à approfondir au cours d'une expérience avec un gradient de densité plus important.

## **Chapitre VII. Conclusions et perspectives**



## Conclusions et perspectives

### **VII.A. Conclusions**

#### *Résumé de la démarche scientifique*

Le sujet principal de ce travail de thèse était l'amélioration des connaissances sur le fonctionnement écologique des zones de dépôt et l'implication des macroinvertébrés benthiques présents dans ces habitats dans les processus de décomposition et de bioturbation. Nous avons identifié les organismes vivants dans ces milieux en prenant en compte leur diversité, leur abondance et leurs traits de vie (particulièrement trophiques). La variation saisonnière des assemblages macrobenthiques et du régime alimentaire des organismes en réponse à un changement des paramètres de l'habitat a été étudiée. Une fois connue l'histoire de vie des acteurs des processus écologiques dans la zone de dépôt, nous avons évalué l'impact de variations de communautés macrobenthiques sur deux processus écologiques (décomposition des litières et remaniement sédimentaire). Enfin, le processus de remaniement sédimentaire en milieu de zones de dépôt étant peu connu, nous avons approfondi les connaissances sur les capacités et le mode de remaniement de certains taxons identifiés comme remanieurs.

Les hypothèses de départ ont été testées au cours des différents chapitres et ainsi il a été confirmé l'existence de variations marquées des caractéristiques sédimentaires et de la composition taxonomique des communautés macrobenthiques en fonction de la saison considérée, et que la composition en traits bioécologiques ne varie pas au cours des saisons. En revanche, l'effet du type de végétation riveraine sur les caractéristiques sédimentaires des zones de dépôt n'a pas été établi, alors que l'effet de ce facteur sur la structure et la composition taxonomique des communautés macrobenthiques a été mis en évidence. La possibilité de mesurer l'activité de remaniement sédimentaire de "petits" organismes au sein de sédiments non-cohésifs a été démontrée. L'augmentation de l'intensité des processus écosystémiques suite à une réinitialisation de la forêt riveraine a été mise en évidence pour le taux de remaniement sédimentaire de surface mais pas pour le taux de décomposition des litières. Enfin, des différences interspécifiques de capacité de remaniement sédimentaire de surface en fonction de la taille et de la densité des individus ont été montrées.

*Apports sur la connaissance des zones de dépôts*

Les zones de dépôt présentes dans les ruisseaux forestiers de tête de bassin sont des habitats dont la genèse et la persistance sont conditionnées en grande partie par les processus hydrodynamiques. Si elles sont soumises aux crues, qui peuvent emporter les structures de rétention qui ont permis leur établissement dans le lit du ruisseau, leur formation est conditionnée par une hydrodynamique affaiblie au niveau de ces zones lors des régimes de basses eaux, permettant le dépôt de sédiments fins et de matières organiques. Nous avons montré que le stock de matière organique grossière à la surface des sédiments et celui de matière organique dans le sédiment sont présents toute l'année, même si, des variations de ces stocks ont été observées. L'originalité de notre étude réside dans la connaissance de la structure faunistique et de traits bioécologiques des assemblages de macroinvertébrés dans les zones de dépôt. Ainsi, nous avons pu évaluer les variations de ces assemblages au cours des saisons et les relations trophiques entre certains taxons. La **Figure VII.1** récapitule les compartiments et les flux étudiés au cours de ce travail de thèse. Dans la zone de dépôt, les nutriments présents dans l'eau du ruisseau et l'énergie solaire servent à la croissance des producteurs primaires. Ainsi, la macrofaune benthique trouve dans ces habitats des sources de nourritures diversifiées : algues, bryophytes, litières végétales terrestres, matière organique fine. Cette diversité de ressources implique que les consommateurs primaires peuvent changer de nourriture en fonction de leur stade de développement ou de l'abondance des sources. Ces différentes sources de nourriture servent à l'établissement d'un réseau trophique avec de nombreuses connexions. Les prédateurs profitent de cette diversité de consommateurs pour sélectionner leurs proies.

Les assemblages macrobenthiques des zones de dépôt se composent d'espèces ubiquistes, colonisant de nombreux habitats du ruisseau, et d'espèces plus spécialisées qui ne sont présentes que dans ces habitats de faible courant et de faible granulométrie. Quelques individus d'espèces affiliées aux zones de courant rapide sont également retrouvés dans ces zones. Même si cet habitat abrite des communautés diversifiées, ce n'est cependant pas non plus un havre de paix pour les invertébrés car le dépôt de sédiments fins peut représenter une contrainte physique importante. Cette contrainte peut être évitée par certaines adaptations des organismes (p. ex. mobilité importante, comportement fouisseur). Les organismes remanieurs de surface induisent une intégration de ces nouvelles particules sédimentaires au substrat déjà en place et permettent de diminuer l'effet d'un apport important de sédiments fins. La granulométrie du sédiment conditionnée en partie par la sédimentation de particules fines, est

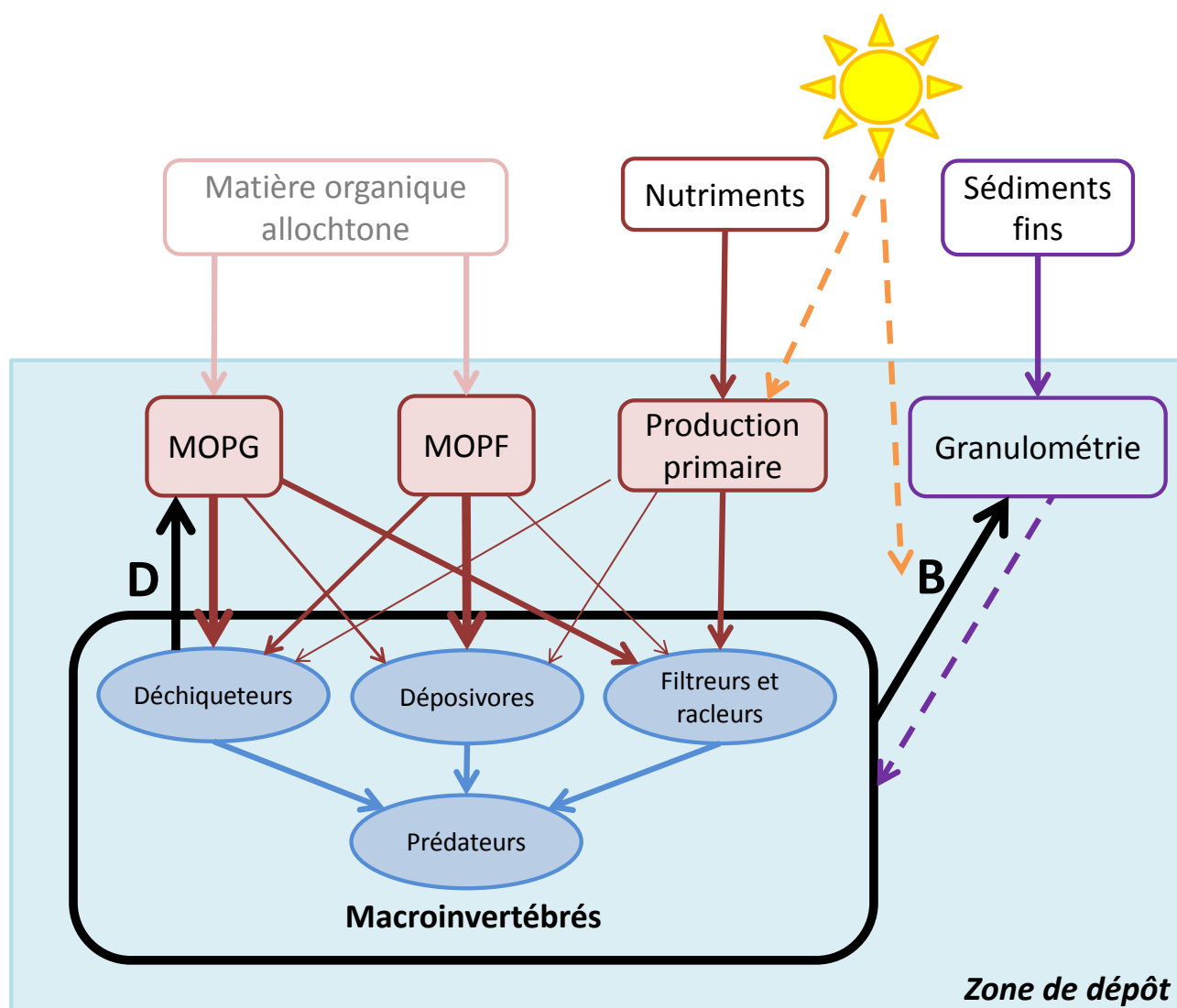


un des facteurs physiques influençant la structure des assemblages de macroinvertébrés (**Figure VII.1**).

Par ailleurs, la sédimentation qui y a lieu fait de ces habitats des témoins du matériel transporté par le cours d'eau. L'enfouissement qui est réalisé par les remanieurs de sédiment participe à ce phénomène d'archivage des matériaux dans les sédiments. Les pollutions peuvent donc avoir un impact sur ces zones longtemps après la perturbation, à condition que la zone n'ait pas subi un remaniement structural trop important à la suite d'une crue. Ce mécanisme de rétention renforce le lien forêt-ruisseau. Les zones de dépôt sont potentiellement importantes pour l'apport des organismes aquatiques à l'écosystème terrestre adjacent puisqu'ils trouvent dans ces zones des lieux propices à l'émergence et donc au passage à la forme terrestre.

#### *Processus fonctionnels au sein des zones de dépôt*

Les zones de dépôt accumulent la litière dont la décomposition soutient la dynamique trophique. La décomposition des litières résulte de l'action de nombreuses espèces de déchiqueteurs qui s'établissent dans les zones d'accumulation des litières (**Figure VII.1**). Nous avons montré que, selon la saison, il pouvait y avoir une part non négligeable de bryophytes dans les contenus digestifs des déchiqueteurs des zones de dépôt. L'implication des déchiqueteurs dans le processus de décomposition a été très étudiée y compris sous l'influence d'une coupe forestière. L'originalité de notre travail réside dans son étude en zones de dépôt, mais aussi dans la mesure du taux de décomposition en été, ce qui est peu observé dans la littérature du fait de la prépondérance des litières en automne et hiver en zones tempérées. La densité de déchiqueteurs de zones de dépôt est fortement corrélée au taux de décomposition des litières comme montré au cours de l'expérience de terrain et l'expérimentation en laboratoire. La température est un facteur déterminant dans le taux de décomposition mais il n'est pas le seul puisque l'augmentation de la température entre les ruisseaux traversant une canopée fermée et ceux traversant une canopée ouverte n'a pas suffi à expliquer les variations de taux de décomposition observées.



**Figure VII.1** Schéma synthétique des résultats du fonctionnement des zones de dépôt. Les sources de carbone organique sont colorées en rouge et les principaux groupes trophiques d'invertébrés sont colorés en bleu. La taille des flèches schématise l'importance du flux de nourriture qu'elle représente entre les compartiments. Les facteurs dont l'influence sur les macroinvertébrés a été évaluée sont représentés en violet. La granulométrie des sédiments selon si elle est plus ou moins fine a un effet sur la diversité et la composition des assemblages de macroinvertébrés. L'impact des macroinvertébrés sur leur environnement a été étudié à travers les processus de Décomposition (D) et de Bioturbation (B).

Par ailleurs, nous avons montré que les organismes participent à la dynamique sédimentaire dans les zones de dépôt (voir **Chapitre IV** et **Chapitre V**). Ces zones de dépôt abritent des communautés denses d'invertébrés benthiques dont certains pourront avoir une activité de remaniement sédimentaire et ainsi modifier leur environnement physique et les flux de matière à l'échelle locale de la zone de dépôt. La première question était l'occurrence ou non du processus de remaniement sédimentaire dans ces zones de dépôt. La réponse à cette question a été apportée par une expérience originale *in situ* (**Chapitre V**) au cours de laquelle nous avons mis en évidence que le remaniement sédimentaire de surface induit dans ces zones

a lieu à des taux non négligeables. Ceux-ci variaient en fonction de la densité de remanieurs potentiels et de la température. L'enfouissement des luminophores dans le sédiment nous a permis de constater que les sédiments fins déposés dans ces zones sont rapidement incorporés au substrat en place. Le dépôt moyen de sédiments fins dans les zones de dépôt étudiées était de l'ordre de 10 à 100 g.m<sup>2</sup>.j<sup>-1</sup>. Les luminophores que nous avons apportés représentaient un dépôt instantané de 600 g.m<sup>2</sup>. Or, au bout de 4 jours la quasi-totalité des luminophores avait disparu de la surface. La capacité de remaniement des assemblages de macroinvertébrés de zone de dépôt est donc très importante. Les études monospécifiques conduites en laboratoires ont permis de mettre en évidence des différences de capacités de remaniement sédimentaire de surface entre les taxons de ruisseaux en fonction de leur comportement et de leurs caractéristiques morphologiques.

## VII.B. Perspectives

### *La mesure du remaniement sédimentaire de surface, un outil à développer et diffuser*

La méthode développée se différencie de la méthode classique d'évaluation du remaniement sédimentaire par sa nature non destructrice, relativement simple à mettre en place, et peu onéreuse. Outre ces qualités, cette méthode est applicable à tout type de sédiments qu'ils soient cohésifs ou non-cohésifs comme ceux des rivières. Nous suggérons son utilisation dans les sédiments cohésifs, et notamment en environnements marins, en complément des méthodes existantes. En effet, les méthodes classiques d'études d'enfouissement des particules en profondeur actuellement mises en oeuvre pourraient être complétées par la vitesse de disparition des particules depuis la surface vers la profondeur.




En revanche, les groupes fonctionnels de remaniement sédimentaire existants sont difficilement transposables au remaniement de surface puisque nous n'avons pas d'indication sur la répartition des particules en profondeur. Il serait donc intéressant d'identifier des modes de remaniement sédimentaires de surface à partir notamment des patrons de disparition des particules observés à la surface des sédiments (**Chapitre IV**). Ces nouveaux groupes fonctionnels pourraient alors compléter ceux existants pour le remaniement sédimentaire vertical.

Notre étude permet d'amorcer la réflexion sur les modes de remaniement sédimentaire de surface. Le lien, entre biodiversité et fonction des écosystèmes, a fait l'objet de nombreuses études ces trois dernières décennies. Lorsqu'une nouvelle fonction est étudiée dans un écosystème cela amène à l'établissement de groupes fonctionnels permettant la classification des organismes selon leur degré d'implication dans la fonction étudiée. Le remaniement sédimentaire, très étudié en milieu marin et lentique, a fait l'objet récemment d'études en milieu lotique (Mermillod-Blondin *et al.*, 2002; Mermillod-Blondin, Gaudet, *et al.*, 2004; Mermillod-Blondin et Rosenberg, 2006). Mais les groupes fonctionnels n'ont pas encore été établis. Pour ce faire, Gerino *et al.* (2003), par exemple, ont proposé de prendre en compte les groupes trophiques en plus du mode de remaniement utilisé en milieu marin (François *et al.*, 2001). L'étude réalisée sur le terrain (**Chapitre V**) a montré que la quantification du remaniement sédimentaire de surface dans les zones de dépôts des ruisseaux de tête de bassin peut avoir un intérêt écologique. En effet, ce processus mis en évidence dans les zones de dépôt des ruisseaux où la granulométrie est plus faible et le courant moins fort répond à un changement de la canopée riveraine. Dans ces zones, la biodiversité est importante et certaines espèces sont connues pour être fousseuses. Cependant, l'impact de ces modes de remaniement sur le sédiment de surface n'a pas été quantifié. Il est donc nécessaire de connaître l'impact des principales espèces de ces zones sur le sédiment de surface pour connaître l'importance de chacune et de leurs différents modes de remaniement. Pour cela, davantage d'études en laboratoire sont nécessaires. Il serait alors envisageable d'établir des groupes fonctionnels pour le remaniement sédimentaire.

Les images acquises lors des expériences peuvent être utilisées pour l'évaluation qualitative des effets sur la distribution des sédiments spécifiques à chaque espèce. Différents modes de perturbation peuvent être déterminés aisément par l'analyse visuelle des images (**Figure IV.5**, **Figure VI.1** et **Tableau VII.1**). Une telle approche a déjà été utilisée pour définir cinq grandes catégories d'organismes remanieurs dans les sédiments cohésifs en utilisant la quantification du remaniement vertical (François *et al.*, 2001). Les taxons étudiés dans ce travail ne produisaient pas le même déplacement des particules de surface. En effet, la larve de *C. boltonii* a produit des agrégats de remaniement apparaissant de façon discontinue dans le temps correspondant à un mode de remaniement qui pourrait être qualifié de parcellement. Les larves de *Sericostoma* et d'*E. danica*, par contre, produisent des sillons, visibles à la surface du sédiment, qui se recoupent. Dans ce cas, le mode de remaniement de

surface pourrait être qualifié de labourage. Enfin, la larve d'*Hexatoma* produit, elle aussi, des patches mais ils sont plus petits et dispersés à la surface du sédiment selon un mode de remaniement qui pourrait être qualifié, alors, de dispersion.

**Tableau VII.1** Récapitulatif des modes de remaniement sédimentaire de surface proposés

Mode de remaniement	Type de remaniement sédimentaire de surface	Taxa représentatif	Exemples
Labourage	Sillons	Sericostoma sp./ Ephemera danica	
Agrégation	Agrégats	Cordulegaster boltonii	
Dispersion	Petites zones dispersées	Hexatoma sp.	

Il est évident qu'avant d'aller plus loin dans la définition de ces groupes, cette méthode de quantification doit être réalisée avec un plus large panel d'espèces afin d'identifier l'ensemble des modes de remaniement de surface observables. De plus, afin d'avoir une qualification plus robuste de ces modes, il serait intéressant d'envisager l'utilisation de méthodes d'analyses spatiales (par exemple, les modèles d'analyses spatiales des points).

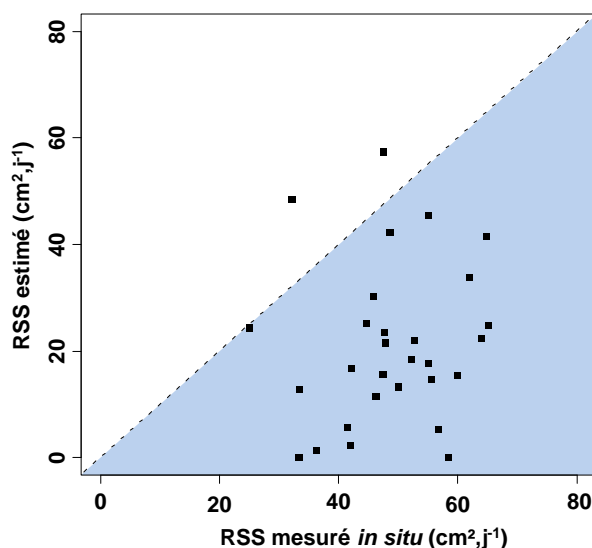
La définition des traits fonctionnels est importante pour étudier les processus écosystémiques (Gerino *et al.*, 2003). Pour l'étude de la fonction de remaniement sédimentaire de surface, il faut prendre en compte le mode de déplacement et celui de relation au substrat (Tachet *et al.*, 2010). La taille maximale de l'animal est aussi une caractéristique clé car plus l'animal est de grande taille plus son impact sur le substrat peut être important.

Enfin, le preferendum de microhabitat et de courant peuvent déterminer l'impact de l'animal vis-à-vis de l'impact du courant. Le remaniement sédimentaire induit par la faune est un processus biologique important dans les zones où le déplacement physique des particules est moins important. Le remaniement sédimentaire de surface n'aura pas le même impact sur l'écosystème en fonction des différents modes de remaniement sédimentaire. En effet, on peut aisément envisager que les processus de transformation de la matière, par exemple, seront différents au sein des regroupements plus ou moins importants de particules et de matière associée créés par le remaniement de surface. D'où l'importance d'ajouter le trait fonctionnel lié au mode de remaniement sédimentaire de surface aux traits bioécologiques existants.

#### *Remaniement sédimentaire de surface en milieu lotique, un processus à prendre en compte*

La zone de dépôt est un lieu de fortes modifications géomorphologiques dans le ruisseau et l'étude du remaniement sédimentaire de surface pourrait permettre d'identifier et quantifier certains flux de matières à l'interface eau-sédiment. Pour cela d'autres expériences sont nécessaires pour identifier les flux induits par ce processus dans ces zones.

Cependant, en milieu naturel les espèces partagent le même habitat et cohabitent au sein de communautés complexes. Lors de l'étude *in situ* du remaniement sédimentaire de surface pour diverses communautés naturelles de zone de dépôt, la détermination de la composition des communautés naturelles a été réalisée. A partir de la composition en organismes remanieurs de ces communautés naturelles, nous avons réalisé une estimation du remaniement de surface de ces communautés par addition des intensités de remaniement sédimentaire de surface (*RSS*) individuels mesurés pour chaque taxon, pour les 4 taxons remanieurs étudiés en laboratoire et présents dans chaque communauté naturelle.



**Figure VII.2** Taux de remaniement sédimentaire de surface (*RSS*) estimé par modèle additif en fonction du taux de remaniement sédimentaire de surface mesuré *in situ*. Les *RSS* sont exprimés en  $\text{cm}^2.\text{j}^{-1}$ . La ligne pointillée représente l'égalité hypothétique des deux types de *RSS*.

L'estimation du taux de remaniement sur la base des mesures de laboratoire sous-estime le taux de remaniement sédimentaire de surface réel mesuré. En effet, le *RSS* estimé par modèle additif en  $\text{cm}^2.\text{j}^{-1}$  (**Figure VII.2** ;  $27,1 \pm 3,2 \text{ cm}^2.\text{j}^{-1}$ ) est significativement inférieur (Wilcoxon,  $W=30$ ,  $p<0,001$ ) au *RSS* mesuré réellement *in situ* ( $48,9 \pm 1,9 \text{ cm}^2.\text{j}^{-1}$ ). Ces différences peuvent être expliquées, par l'existence dans les communautés naturelles d'interactions entre espèces "remanieuses" et les autres espèces présentes. Par exemple, la présence de nombreux invertébrés prédateurs dans les zones de dépôts suggère que la bioturbation particulière peut être induite par un comportement d'évitement de la prédation par les proies potentielles remanieuses telles que *E. danica* ou *Sericostoma*. En effet, Maire *et al.* (2010) ont remarqué que le remaniement sédimentaire dans les sédiments meubles peut augmenter en présence de prédateurs benthiques à travers des interactions traits-dépendantes.

De plus, l'extrapolation directe des résultats acquis au laboratoire et sur le terrain est parfois difficile compte tenu des différences de conditions expérimentales. En effet, certains facteurs abiotiques, comme par exemple la température et les conditions d'éclairement (rythme jour/nuit et intensité), peuvent influencer le comportement des organismes.

Afin de renforcer le lien entre les résultats *ex situ* et les mesures obtenues sur le terrain, il serait alors intéressant de tester au laboratoire différentes modalités d'interactions trophiques (consommation) et non-trophiques (modification de comportement) entre organismes et d'étudier leurs effets sur les processus fonctionnels.





# **Bibliographie**



- Allan J. D.** (2004) Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 257-284.
- Allan J. D. et Castillo M. M.** (2007) *Stream ecology: Structure and function of running waters*, Springer.
- Allen A. P., Brown J. H. et Gillooly J. F.** (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, 297, 1545-1548.
- Aller R. C.** (1982) The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water. In: *Animal-sediment relations: the biogenic alteration of sediments*. (Eds P. L. Mc Call et M. J. S. Tevesz), pp. 53-102, New York.
- Aller R. C.** (1988) Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments: the role of burrow structures. *Nitrogen cycling in coastal marine environments*, 301-338.
- Armitage P. et Davies A.** (1989) A versatile laboratory stream with examples of its use in the investigation of invertebrate behaviour. *Hydrobiological Bulletin*, 23, 151-160.
- Austin D. A. et Baker J. H.** (1988) Fate of bacteria ingested by larvae of the freshwater mayfly, *Ephemera danica*. *Microbial Ecology*, 15, 323-332.
- Baldy V., Gessner M. O. et Chauvet E.** (1995) Bacteria, fungi and the breakdown of leaf litter in a large river. *Oikos*, 74, 93-102.
- Bärlocher F.** (2005) Leaf mass loss estimated by litter bag technique. In: *Methods to Study Litter Decomposition*. (Eds M. A. S. Graça, F. Bärlocher et M. O. Gessner), pp. 37-42. Springer Netherlands.
- Bêche L. A., McElravy E. P. et Resh V. H.** (2006) Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean-climate streams in California, U.S.A. *Freshwater Biology*, 51, 56-75.
- Beeson C. E. et Doyle P. F.** (1995) Comparison of bank erosion at vegetated and non-vegetated channel bends. *Journal of the American Water Resources Association*, 31, 983-990.
- Begon M., Townsend C. R. et Harper J. L.** (2006) *Ecology : from individuals to ecosystems*, Blackwell, Malden.
- Beisel J.-N., Usseglio-Polatera P. et Moreteau J.-C.** (2000) The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia*, 422-423, 163-171.
- Berg P., Rysgaard S., Funch P. et Sejr M. K.** (2001) Effects of bioturbation on solutes and solids in marine sediments. *Aquatic Microbial Ecology*, 26, 81-94.
- Berkenbusch K. et Rowden A. A.** (1999) Factors influencing sediment turnover by the burrowing ghost shrimp *Callinassa filholi* (Decapoda: Thalassinidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 238, 283-292.
- Biggs B.** (1996) Patterns in benthic algae of streams. *Algal Ecology*, 31-56.
- Bilby R. E. et Likens G. E.** (1980) Importance of organic debris dams in the structure and function of stream ecosystems. *Ecology*, 61, 1107-1113.
- Bilby R. E. et Bisson P. A.** (1992) Allochthonous versus Autochthonous Organic Matter Contributions to the Trophic Support of Fish Populations in Clear-Cut and Old-Growth Forested Streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 540-551.
- Boring L. R., Monk C. D. et Swank W. T.** (1981) Early regeneration of a clear-cut southern Appalachian forest. *Ecology*, 1244-1253.
- Boudreau B. P.** (1986) Mathematics of tracer mixing in sediments; I, Spatially-dependent, diffusive mixing. *American Journal of Science*, 286, 161-198.
- Broadmeadow S. et Nisbet T. R.** (2004) The effects of riparian forest management on the freshwater environment: a literature review of best management practice. *Hydrology and earth system sciences.*, 8, 286-305.
- Byers G. W.** (1996) Tipulidae. In: *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. (Eds R. W. Merritt et K. W. Cummins), p. 862. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa.

- Cardinale B. J., Gelmann E. R. et Palmer M. A.** (2004) Net spinning caddisflies as stream ecosystem engineers: the influence of Hydropsyche on benthic substrate stability. *Functional Ecology*, 18, 381-387.
- Castella E., Adalsteinsson H., Brittain J. E., Gislason G. M., Lehmann A., Lencioni V., Lods-Crozet B., Maiolini B., Milner A. M., Olafsson J. S., Saltveit S. J. et Snook D. L.** (2001) Macrobenthic invertebrate richness and composition along a latitudinal gradient of European glacier-fed streams. *Freshwater Biology*, 46, 1811-1831.
- Céréghino R.** (2006) Ontogenetic diet shifts and their incidence on ecological processes: a case study using two morphologically similar stoneflies (Plecoptera). *Acta Oecologica*, 30, 33-38.
- Chauvet E.** (1987) Changes in the chemical composition of alder, poplar and willow leaves during decomposition in a river. *Hydrobiologia*, 148, 35-44.
- Chauvet E. et Suberkropp K.** (1998) Temperature and sporulation of aquatic hyphomycetes. *Applied and Environmental Microbiology*, 64, 1522-1525.
- Chovet M.** (1976) *L'alimentation de la larve de Cordulegaster boltoni (donov. 1807)[Odonates: Anisopteres] dans son milieu naturel*. Thèse de 3e cycle, Université Lyon 1.
- Clapcott J. E. et Barmuta L. A.** (2010) Forest clearance increases metabolism and organic matter processes in small headwater streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 546-561.
- Clarke K. R.** (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117-143.
- Clarke K. R. et Warwick R. M.** (2001) *Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, PRIMER-E, Plymouth.
- Cornut J.** (2010) *Décomposition de débris végétaux dans la zone hyporhéique de cours d'eau forestiers: implication du compartiment fongique*. Thèse de Doctorat, Université Toulouse III.
- Costantini M. L. et Rossi L.** (2010) Species diversity and decomposition in laboratory aquatic systems: the role of species interactions. *Freshwater Biology*, 55, 2281-2295.
- Covich A. P., Palmer M. A. et Cowl T. A.** (1999) The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems: Zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling. *BioScience*, 49, 119-127.
- Covich A. P., Austen M. C., Bärlocher F., Chauvet E., Cardinale B. J., Biles C. L., Inchausti P., Dangles O., Solan M., Gessner M. O., Statzner B. et Moss B.** (2004) The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *BioScience*, 54, 767-775.
- Creed R. P., Taylor A. et Pflaum J. R.** (2010) Bioturbation by a dominant detritivore in a headwater stream: litter excavation and effects on community structure. *Oikos*, 119, 1870-1876.
- Cuffney T. F., Wallace J. B. et Lugthart G. J.** (1990) Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology*, 23, 281-299.
- Cummins K. W.** (1974) Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24, 631-641.
- Cummins K. W. et Klug M. J.** (1979) Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 147-172.
- d'Aguilar J. et Dommange J.** (1998) *Guide des libellules d'Europe et d'Afrique du Nord*. Seconde édition. Delachaux & Niestlé, Lausanne & Paris.
- Dangles O. et Guerold F.** (1998) A comparative study of beech leaf breakdown, energetic content, and associated fauna in acidic and non-acidic streams. *Archiv für Hydrobiologie*, 144, 25-39.

- Dangles O.** (2000) *Approche du fonctionnement de ruisseaux forestiers soumis à des processus d'acidification: décomposition des litières, rôle des macroinvertébrés benthiques et application vers une gestion conservatoire*. Thèse de Doctorat, Université de Metz.
- Dangles O.** (2002a) Aggregation of shredder invertebrates associated with benthic detrital pools in seven headwater forested streams. In: *International Association of Theoretical and Applied Limnology, Vol 28, Pt 2, Proceedings*. (Ed R. G. Wetzel), pp. 910-913. E Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Dangles O.** (2002b) Functional plasticity of benthic macroinvertebrates: implications for trophic dynamics in acid streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1563-1573.
- Dangles O., Gessner M. O., Guerold F. et Chauvet E.** (2004) Impacts of stream acidification on litter breakdown: implications for assessing ecosystem functioning. *Journal of Applied Ecology*, 41, 365-378.
- Dangles O. et Malmqvist B.** (2004) Species richness–decomposition relationships depend on species dominance. *Ecology Letters*, 7, 395-402.
- De Backer A., Van Coillie F., Montserrat F., Provoost P., Van Colen C., Vincx M. et Degraer S.** (2011) Bioturbation effects of *Corophium volutator*: Importance of density and behavioural activity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91, 306-313.
- De Crespín de Billy V., Dolegéc S. et Chessel D.** (2000) Biplot presentation of diet composition data: an alternative for fish stomach contents analysis. *Journal of Fish Biology*, 56, 961-973.
- De Nadaï-Monoury E., Lecerf A., Canal J., Buisson L., Laffaille P. et Gilbert F.** (2013) A cost-effective method to quantify biological surface sediment reworking. *Hydrobiologia*, 713, 115-125.
- Dolédec S.** (1989) Seasonal dynamics of benthic macroinvertebrate communities in the Lower Ardèche River (France). *Hydrobiologia*, 182, 73-89.
- Dolédec S., Olivier J. et Statzner B.** (2000) Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: effects of taxonomic and spatial resolution. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 148, 25-43.
- Dray S. et Dufour A. B.** (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1-20.
- Duport E., Stora G., Tremblay P. et Gilbert F.** (2006) Effects of population density on the sediment mixing induced by the gallery-diffusor *Hediste (Nereis) diversicolor* O.F. Müller, 1776. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 336, 33-41.
- Eastham L.** (1939) Gill movements of nymphal *Ephemera danica* (Ephemeroptera) and the water currents caused by them. *Journal of Experimental Biology*, 16, 18-33.
- Eggert S. L., Wallace J. B., Meyer J. L. et Webster J. R.** (2012) Storage and export of organic matter in a headwater stream: responses to long-term detrital manipulations. *Ecosphere*, 3.
- Elliott J. M.** (1969) Life history and biology of *Sericostoma personatum* Spence (Trichoptera). *Oikos*, 20, 110-118.
- Ely D. T. et Wallace J. B.** (2010) Long-term functional group recovery of lotic macroinvertebrates from logging disturbance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67, 1126-1134.
- Felten V., Tixier G., Guerold F., De Billy V. D. C. et Dangles O.** (2008) Quantification of diet variability in a stream amphipod: implications for ecosystem functioning. *Fundamental and Applied Limnology*, 170, 303-313.
- Ferreras-Romero M. et Corbet P.** (1999) The life cycle of *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata: Cordulegastridae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia*, 405, 39-48.

- Finlay J. C.** (2001) Stable-carbon-isotope ratios of river biota: Implications for energy flow in lotic food webs. *Ecology*, 82, 1052-1064.
- Flecker A. S., Feifarek B. P. et Taylor B. W.** (1999) Ecosystem engineering by a tropical tadpole: Density-dependent effects on habitat structure and larval growth rates. *Copeia*, 1999, 495-500.
- Fournier-Vinas C.** (1971) *Recherche de microorganismes dans le précambrien métamorphique du Sorézois(Tarn)*. Thèse de 3e cycle, Université Toulouse III.
- François F., Poggiale J.-C., Durbec J.-P. et Stora G.** (1997) A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. *Acta Biotheoretica*, 45, 295-319.
- François F., Poggiale J.-C., Durbec J.-P. et Stora G.** (2001) A new model of bioturbation for a functional approach to sediment reworking resulting from macrobenthic communities. In: *Organism-sediment interactions*. (Eds J. Aller, S. Woodin et R. Aller), pp. 73-86. University of South Carolina Press, Columbia, SC.
- François F., Gerino M., Stora G., Durbec J.-P. et Poggiale J.-C.** (2002) Functional approach to sediment reworking by gallery-forming macrobenthic organisms: modeling and application with the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series*, 229, 127-136.
- Friberg N. et Jacobsen D.** (1994) Feeding plasticity of two detritivore-shredders. *Freshwater Biology*, 32, 133-142.
- Friberg N. et Larsen S. E.** (1998) Microhabitat selection by stream invertebrates: importance of detritus aggregation. . *Verhandlungen - Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 26, 1016-1020.
- Frissell C., Liss W., Warren C. et Hurley M.** (1986) A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, 10, 199-214.
- Fuller R. L. et Stewart K. W.** (1979) Stonefly (Plecoptera) food habits and prey preference in the Dolores River, Colorado. *American Midland Naturalist*, 101, 170-181.
- Fuller R. L. et Rand P. S.** (1990) Influence of substrate type on vulnerability of prey to predacious aquatic insects. *Journal of the North American Benthological Society*, 9, 1-8.
- Gerino M., Stora G. et Durbec J.-P.** (1994) Quantitative estimation of biodiffusive and bioadvective sediment mixing - in-situ experimental approach. . *Oceanologica acta*, 17, 547-554.
- Gerino M., Aller R. C., Lee C., Cochran J. K., Aller J. Y., Green M. A. et Hirschberg D.** (1998) Comparison of different tracers and methods used to quantify bioturbation during a spring bloom: 234-Thorium, luminophores and chlorophyll a. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 46, 531-547.
- Gerino M., Stora G., Francois-Carcaillet F., Gilbert F., Poggiale J. C., Mermillod-Blondin F., Desrosiers G. et Vervier P.** (2003) Macro-invertebrate functional groups in freshwater and marine sediments: A common mechanistic classification. *Vie Et Milieu-Life and Environment*, 53, 221-231.
- Gerino M., Frignani M., Mugnai C., Bellucci L. G., Prevedelli D., Valentini A., Castelli A., Delmotte S. et Sauvage S.** (2007) Bioturbation in the Venice Lagoon: Rates and relationship to organisms. *Acta Oecologica*, 32, 14-25.
- Gessner M. O., Chauvet E. et Dobson M.** (1999) A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, 85, 377-384.
- Gessner M. O. et Chauvet E.** (2002) A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. *Ecological Applications*, 12, 498-510.
- Geze B.** (1979) *Languedoc mediterraneen, Montagne Noire*, Masson, Paris.

- Giberson D. J. et Hall R. J.** (1988) Seasonal variation in faunal distribution within the sediments of a canadian shield stream, with emphasis on responses to spring floods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45, 1994-2002.
- Gilbert F., Hulth S., Strömberg N., Ringdahl K. et Poggiale J.-C.** (2003) 2-D optical quantification of particle reworking activities in marine surface sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 285–286, 251-263.
- Gilbert F., Hulth S., Grossi V., Poggiale J.-C., Desrosiers G., Rosenberg R., Gérino M., François-Carcaillet F., Michaud E. et Stora G.** (2007) Sediment reworking by marine benthic species from the Gullmar Fjord (Western Sweden): Importance of faunal biovolume. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 348, 133-144.
- Godbold J. A., Bulling M. T. et Solan M.** (2010) Habitat structure mediates biodiversity effects on ecosystem properties. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Gomi T., Sidle R. C. et Richardson J. S.** (2002) Understanding processes and downstream linkages of headwater systems. *BioScience*, 52, 905-916.
- Graça M. A. S.** (2001) The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology*, 86, 383-393.
- Grémare A., Duchêne J. C., Rosenberg R., David E. et Desmalades M.** (2004) Feeding behaviour and functional response of *Abra ovata* and *A. nitida* compared by image analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 267, 195-208.
- Griffith D. M. et Poulson T. L.** (1993) Mechanisms and Consequences of Intraspecific Competition in a Carabid Cave Beetle. *Ecology*, 74, 1373-1383.
- Gulis V. et Suberkropp K.** (2003) Interactions between stream fungi and bacteria associated with decomposing leaf litter at different levels of nutrient availability. *Aquatic Microbial Ecology*, 30, 149-157.
- Gutiérrez J. L., Jones C. G., Strayer D. L. et Iribarne O. O.** (2003) Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101, 79-90.
- Hall R. O., Wallace J. B. et Eggert S. L.** (2000) Organic matter flow in stream food webs with reduced detrital resource base. *Ecology*, 81, 3445-3463.
- Harding J. S.** (1997) Feeding ecology of *Aoteapsyche raruraru* (McFarlane) (Trichoptera: Hydropsychidae) in a New Zealand Lake Outlet. *Aquatic Insects*, 19, 51-63.
- Harding J. S., Benfield E. F., Bolstad P. V., Helfman G. S. et Jones E. B. D.** (1998) Stream biodiversity: The ghost of land use past. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95, 14843-14847.
- Hassan M. A., Church M., Lisle T. E., Brardinoni F., Benda L. et Grant G. E.** (2005) Sediment transport and channel morphology of small, forested streams. *Journal of the American Water Resources Association*, 41, 853-876.
- Hawkins C. P. et Sedell J. R.** (1981) Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams. *Ecology*, 62, 387-397.
- Hawkins C. P., Kershner J. L., Bisson P. A., Bryant M. D., Decker L. M., Gregory S. V., McCullough D. A., Overton C. K., Reeves G. H., Steedman R. J. et Young M. K.** (1993) A hierarchical approach to classifying stream habitat features. *Fisheries*, 18, 3-12.
- Heard S., Schultz G., Ogden C. et Griesel T.** (1999) Mechanical abrasion and organic matter processing in an Iowa stream. *Hydrobiologia*, 400, 179-186.
- Hernandez O., Merritt R. W. et Wipfli M. S.** (2005) Benthic invertebrate community structure is influenced by forest succession after clearcut logging in southeastern Alaska. *Hydrobiologia*, 533, 45-59.
- Heymer A.** (1973) Das hochspezialisierte Beutefangverhalten der Larve von *Cordulegaster annulatus* (Latr. 1805), eine ökologische Einnischung. (Odonata, Anisoptera). *Revue du Comportement Animal*, 7, 103-112.

- Hieber M. et Gessner M. O.** (2002) Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology*, 83, 1026-1038.
- Hjulström F.** (1935a) *Studies of the morphological activity of rivers as illustrated by the river Fyris: Inaugural dissertation*, Almqvist & Wiksells.
- Hjulström F.** (1935b) *Studies of the morphological activity of rivers as illustrated by the river Fyris: Inaugural dissertation*, Almqvist & Wiksells.
- Hladyz S., Tiegs S. D., Gessner M. O., Giller P. S., RÎŞNoveanu G., Preda E., Nistorescu M., Schindler M. et Woodward G. U. Y.** (2010) Leaf-litter breakdown in pasture and deciduous woodland streams: a comparison among three European regions. *Freshwater Biology*, 55, 1916-1929.
- Hollertz K. et Duchêne J. C.** (2001) Burrowing behaviour and sediment reworking in the heart urchin *Brissopsis lyrifera* Forbes (Spatangoida). *Marine Biology*, 139, 951-957.
- Hoover T. M., Pinto X. et Richardson J. S.** (2011) Riparian canopy type, management history, and successional stage control fluxes of plant litter to streams. *Canadian Journal of Forest Research*, 41, 1394-1404.
- Hunting E. R., Whatley M. H., van der Geest H. G., Mulder C., Kraak M. H. S., Breure A. M. et Admiraal W.** (2012) Invertebrate footprints on detritus processing, bacterial community structure, and spatiotemporal redox profiles. *Freshwater Science*, 31, 724-732.
- Huryn A. D. et Wallace J. B.** (1987) Local geomorphology as a determinant of macrofaunal production in a mountain stream. *Ecology*, 68, 1932-1942.
- Hussain Q. A. et Pandit A. K.** (2012) Macroinvertebrates in streams: A review of some ecological factors. *International Journal of Fisheries and Aquaculture*, 4, 114-123.
- Ingalls A. E., Aller R. C., Lee C. et Sun M. Y.** (2000) The influence of deposit-feeding on chlorophyll-a degradation in coastal marine sediments. *Journal of Marine Research*, 58, 631-651.
- Iversen T. M.** (1988) Secondary production and trophic relationships in a spring invertebrate community. *Limnology and Oceanography*, 33, 582-592.
- Jacobs J.** (1974) Quantitative measurement of food selection: A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia*, 14, 413-417.
- Jarčuška B.** (2008) Methodological overview to hemispherical photography, demonstrated on an example of the software GLA. *Folia oecologica*, 35, 66-69.
- Jones C. G., Lawton J. H. et Shachak M.** (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373-386.
- Jones C. G., Gutiérrez J. L., Byers J. E., Crooks J. A., Lambrinos J. G. et Talley T. S.** (2010) A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos*, 119, 1862-1869.
- Jones J. B., Jr. et Smock L. A.** (1991) Transport and Retention of Particulate Organic Matter in Two Low-Gradient Headwater Streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 10, 115-126.
- Jumars P. A. et Nowell A. R. M.** (1984) Effects of benthos on sediment transport: difficulties with functional grouping. *Continental Shelf Research*, 3, 115-130.
- Kiffney P. M., Richardson J. S. et Bull J. P.** (2004) Establishing light as a causal mechanism structuring stream communities in response to experimental manipulation of riparian buffer width. *Journal of the North American Benthological Society*, 23, 542-555.
- Kobayashi S. et Kagaya T.** (2002) Differences in litter characteristics and macroinvertebrate assemblages between litter patches in pools and riffles in a headwater stream. *Limnology*, 3, 37-42.
- Kobayashi S. et Kagaya T.** (2005) Hot spots of leaf breakdown within a headwater stream reach: comparing breakdown rates among litter patch types with different macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, 50, 921-929.



- Kominoski J. S., Larrañaga S. et Richardson J. S.** (2012) Invertebrate feeding and emergence timing vary among streams along a gradient of riparian forest composition. *Freshwater Biology*, 57, 759-772.
- Kreutzweiser D., Capell S. et Good K.** (2005) Effects of fine sediment inputs from a logging road on stream insect communities: a large-scale experimental approach in a Canadian headwater stream. *Aquatic Ecology*, 39, 55-66.
- Kreutzweiser D. P. et Capell S. S.** (2001) Fine sediment deposition in streams after selective forest harvesting without riparian buffers. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 2134-2142.
- Kristensen E., Penha-Lopes G., Delefosse M., Valdemarsen T., Quintana C. O. et Banta G. T.** (2012) What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series*, 446, 285-302.
- Krno I. j.** (1996) Limnology of the Turiec river basin (West Carpathians, Slovakia). *Biológia*, 51, 122.
- Ladle M. et Radke R.** (1990) Burrowing and feeding behaviour of the larva of *Ephemera danica* Müller (Ephemeroptera: Ephemeridae). *Entomologist's Gazette*, 41, 113-118.
- Lagauzère S., Boyer P., Stora G. et Bonzom J. M.** (2009) Effects of uranium-contaminated sediments on the bioturbation activity of *Chironomus riparius* larvae (Insecta, Diptera) and *Tubifex tubifex* worms (Annelida, Tubificidae). *Chemosphere*, 76, 324-334.
- Lagrue C., Kominoski J. S., Danger M., Baudoin J.-M., Lamothe S., Lambrigot D. et Lecerf A.** (2011) Experimental shading alters leaf litter breakdown in streams of contrasting riparian canopy cover. *Freshwater Biology*, 56, 2059-2069.
- Laitung B., Pretty J. L., Chauvet E. et Dobson M.** (2002) Response of aquatic hyphomycete communities to enhanced stream retention in areas impacted by commercial forestry. *Freshwater Biology*, 47, 313-323.
- Lancaster J. et Hildrew A. G.** (1993) Flow refugia and the microdistribution of lotic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 12, 385-393.
- Larsen S., Vaughan I. P. et Ormerod S. J.** (2009) Scale-dependent effects of fine sediments on temperate headwater invertebrates. *Freshwater Biology*, 54, 203-219.
- Larsen S. et Ormerod S. J.** (2010a) Low-level effects of inert sediments on temperate stream invertebrates. *Freshwater Biology*, 55, 476-486.
- Larsen S. et Ormerod S. J.** (2010b) Combined effects of habitat modification on trait composition and species nestedness in river invertebrates. *Biological Conservation*, 143, 2638-2646.
- Larsen S., Pace G. et Ormerod S. J.** (2011) Experimental effects of sediment deposition on the structure and function of macroinvertebrate assemblages in temperate streams. *River Research and Applications*, 27, 257-267.
- Leach J. A., Moore R. D., Hinch S. G. et Gomi T.** (2012) Estimation of forest harvesting-induced stream temperature changes and bioenergetic consequences for cutthroat trout in a coastal stream in British Columbia, Canada. *Aquatic Sciences*, 74, 427-441.
- Lecerf A., Dobson M., Dang C. et Chauvet E.** (2005) Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia*, 146, 432-442.
- Lecerf A., Risnoveanu G., Popescu C., Gessner M. O. et Chauvet E.** (2007) Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology*, 88, 219-227.
- Lecerf A. et Richardson J. S.** (2010) Litter decomposition can detect effects of high and moderate levels of forest disturbance on stream condition. *Forest Ecology and Management*, 259, 2433-2443.
- Lecerf A., Baudoin J.-M., Besson A., Lamothe S. et Lagrue C.** (2012) Is smaller necessarily better? Effects of small-scale forest harvesting on stream ecosystems. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 48, 401-409.
- Legendre P. et Legendre L.** (1998) *Numerical ecology*, Elsevier, Amsterdam [etc.].

- Lloyd E. et Ormerod S.** (1992) Further studies on the larvae of the Golden-ringed Dragonfly, *Cordulegaster boltoni* (Donovan)(Odonata: Cordulegasteridae), in upland streams. *Entomologist's Gazette*, 43, 275-275.
- Lohrer A. M., Thrush S. F., Hunt L., Hancock N. et Lundquist C.** (2005) Rapid reworking of subtidal sediments by burrowing spatangoid urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 321, 155-169.
- López-Rodríguez M. J., Tierno de Figueroa J. M. et Alba-Tercedor J.** (2009) Life history of two burrowing aquatic insects in southern Europe: *Leuctra geniculata* (Insecta: Plecoptera) and *Ephemera danica* (Insecta: Ephemeroptera). *Aquatic Insects*, 31, 99-110.
- MacDonald L. H. et Coe D.** (2007) Influence of headwater streams on downstream reaches in forested areas. *Forest Science*, 53, 148-168.
- Mackay R. J. et Kalff J.** (1969) Seasonal variation in standing crop and species diversity of insect communities in a small Quebec stream. *Ecology*, 50, 101-109.
- Magurran A. E.** (2004) *Measuring biological diversity*, Blackwell Publishing, Oxford.
- Mahaut M.-L. et Graf G.** (1987) A luminophore tracer technique for bioturbation studies. *Oceanologica acta*, 10, 323-328.
- Maire O., Duch  ne J. C., Rosenberg R., Jr. J. I. B. d. M. a. et Gr  mare A.** (2006) Effects of food availability on sediment reworking in *Abra ovata* and *A. nitida*\*. *Marine Ecology Progress Series*, 319, 135-153.
- Maire O., Duch  ne J. C., Gr  mare A., Malyuga V. S. et Meysman F. J. R.** (2007) A comparison of sediment reworking rates by the surface deposit-feeding bivalve *Abra ovata* during summertime and wintertime, with a comparison between two models of sediment reworking. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 343, 21-36.
- Maire O., Lecroart P., Meysman F., Rosenberg R., Duch  ne J.-C. et Gr  mare A.** (2008) Quantification of sediment reworking rates in bioturbation research: a review. *Aquatic Biology*, 2, 219-238.
- Maire O., Merchant J. N., Bulling M., Teal L. R., Gr  mare A., Duch  ne J. C. et Solan M.** (2010) Indirect effects of non-lethal predation on bivalve activity and sediment reworking. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 395, 30-36.
- Malavoi J.-R., Garnier C., Landon N., Recking A. et Baran P.** (2011a) *El  ments de connaissance pour la gestion du transport solide en rivi  re*, Onema.
- Malavoi J.-R., Garnier C., Landon N., Recking A. et Baran P.** (2011b) *El  ments de connaissance pour la gestion du transport solide en rivi  re*, Onema.
- Malavoi J. R. et Souchon Y.** (2002) Description standardis  e des principaux faci  s d'  coulement observables en rivi  re : Cl   de d  termination qualitative et mesures physiques. *Bull. Fr. P  che Piscic.*, 357-372.
- Marczak L. B., Richardson J. S. et Classen M.-C.** (2006) Life history phenology and sediment size association of the dragonfly *Cordulegaster dorsalis* (Odonata: Cordulegastridae) in an ephemeral habitat in Southwestern British Columbia. *The Canadian Field-Naturalist*, 120, 347-350.
- Marmonier P., Archambaud G., Belaidi N., Bougon N., Breil P., Chauvet E., Claret C., Cornut J., Datry T., Dole-Olivier M.-J., Dumont B., Flipo N., Foulquier A., G  rino M., Guilpart A., Julien F., Maazouzi C., Martin D., Mermillod-Blondin F., Montuelle B., Namour P., Navel S., Ombredane D., Pelte T., Piscart C., Pusch M., Stroffek S., Robertson A., Sanchez-P  rez J.-M., Sauvage S., Taleb A., Wantzen M. et Vervier P.** (2012) The role of organisms in hyporheic processes: gaps in current knowledge, needs for future research and applications. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 48, 253-266.
- Mazik K. et Elliott M.** (2000) The effects of chemical pollution on the bioturbation potential of estuarine intertidal mudflats. *Helgoland Marine Research*, 54, 99-109.

- Menezes S., Baird D. J. et Soares A. M. V. M.** (2010) Beyond taxonomy: a review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology*, 47, 711-719.
- Mermillod-Blondin F., Gérino M., Creuzé des Châtelliers M. et Degrange V.** (2002) Functional diversity among 3 detritivorous hyporheic invertebrates: an experimental study in microcosms. *Journal of the North American Benthological Society*, 21, 132-149.
- Mermillod-Blondin F., Gaudet J. P., Gérino M., Desrosiers G. et Creuzé des Châtelliers M.** (2003) Influence of macroinvertebrates on physico-chemical and microbial processes in hyporheic sediments. *Hydrological Processes*, 17, 779-794.
- Mermillod-Blondin F., Marie S., Desrosiers G., Long B., de Montety L., Michaud E. et Stora G.** (2003) Assessment of the spatial variability of intertidal benthic communities by axial tomodesitometry: importance of fine-scale heterogeneity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 287, 193-208.
- Mermillod-Blondin F., Gaudet J. P., Gerino M., Desrosiers G., Jose J. et Creuzé des Châtelliers M.** (2004) Relative influence of bioturbation and predation on organic matter processing in river sediments: a microcosm experiment. *Freshwater Biology*, 49, 895-912.
- Mermillod-Blondin F., Rosenberg R., Francois-Carcaillet F., Norling K. et Mauclaire L.** (2004) Influence of bioturbation by three benthic infaunal species on microbial communities and biogeochemical processes in marine sediment. *Aquatic Microbial Ecology*, 36, 271-284.
- Mermillod-Blondin F. et Rosenberg R.** (2006) Ecosystem engineering: the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats. *Aquatic Sciences*, 68, 434-442.
- Mermillod-Blondin F.** (2011) The functional significance of bioturbation and biodeposition on biogeochemical processes at the water-sediment interface in freshwater and marine ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 30, 770-778.
- Metzler G. M. et Smock L. A.** (1990) Storage and dynamics of subsurface detritus in a sand-bottomed stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 588-594.
- Meyer J. et Wallace J.** (2001) Lost linkages and lotic ecology: rediscovering small streams. In: *Ecology: achievement and challenge*. (Eds M. Press, N. Huntly et S. Levin), pp. 295-317. Blackwell Science.
- Meyer J. L., Strayer D. L., Wallace J. B., Eggert S. L., Helfman G. S. et Leonard N. E.** (2007) The contribution of headwater streams to biodiversity in river networks. *Journal of the American Water Resources Association*, 43, 86-103.
- Meysman F. J. R., Boudreau B. P. et Middelburg J. J.** (2003) Relations between local, nonlocal, discrete and continuous models of bioturbation. *Journal of Marine Research*, 61, 391-410.
- Miron G., Desrosiers G., Retière C. et Masson S.** (1992) Variations in time budget of the polychaete *Nereis virens* as a function of density and acclimation after introduction to a new burrow. *Marine Biology*, 114, 41-48.
- Moore J. W.** (2006) Animal ecosystem engineers in streams. *BioScience*, 56, 237-246.
- Moore R. D., Spittlehouse D. L. et Story A.** (2005) Riparian microclimate and stream temperature response to forest harvesting: A review. *Journal of the American Water Resources Association*, 41, 813-834.
- Mulholland P. J.** (1992) Regulation of nutrient concentrations in a temperate forest stream: Roles of upland, riparian, and instream processes. *Limnology and Oceanography*, 37, 1512-1526.
- Mulholland P. J. et Hill W. R.** (1997) Seasonal patterns in streamwater nutrient and dissolved organic carbon concentrations: Separating catchment flow path and in-stream effects. *Water Resources Research*, 33, 1297-1306.

- Mulsow S., Landrum P. F. et Robbins J. A.** (2002) Biological mixing responses to sublethal concentrations of DDT in sediments by *Heteromastus filiformis* using a  $^{137}\text{Cs}$  marker layer technique. *Marine Ecology Progress Series*, 239, 181-191.
- Murphy J. F. et Giller P. S.** (2000) Seasonal dynamics of macroinvertebrate assemblages in the benthos and associated with detritus packs in two low-order streams with different riparian vegetation. *Freshwater Biology*, 43, 617-631.
- Naiman R. J. et Decamps H.** (1997) The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 621-658.
- Nakamura F. et Swanson F. J.** (1993) Effects of coarse woody debris on morphology and sediment storage of a mountain stream system in western Oregon. *Earth Surface Processes and Landforms*, 18, 43-61.
- Navel S., Mermillod-Blondin F., Montuelle B., Chauvet E. et Marmonier P.** (2012) Sedimentary context controls the influence of ecosystem engineering by bioturbators on microbial processes in river sediments. *Oikos*, 121, 1134-1144.
- Nogaro G., Mermillod-Blondin F., Valett M., François-Carcaillet F., Gaudet J.-P., Lafont M. et Gibert J.** (2009) Ecosystem engineering at the sediment–water interface: bioturbation and consumer–substrate interaction. *Oecologia*, 161, 125-138.
- Nowell A. R. M. et Jumars P. A.** (1984) Flow Environments of Aquatic Benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 303-328.
- Nykqvist N.** (1962) Leaching and decomposition of litter V. Experiments on leaf litter of *Alnus glutinosa*, *Fagus silvatica* and *Quercus robur*. *Oikos*, 13, 232-248.
- Oksanen J. F., Blanchet G., Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens H. H. et Wagner H.** (2012) Vegan: Community ecology package. R package version 2.0-4.
- Ouellette D., Desrosiers G., Gagne J.-P., Gilbert F., Poggiale J.-C., Blier P. U. et Stora G.** (2004) *Effects of temperature on in vitro sediment reworking processes by a gallery biodiffusor, the polychaete Nereis virens*, Inter-Research, Oldendorf, Allemagne.
- Owens P. N., Batalla R. J., Collins A. J., Gomez B., Hicks D. M., Horowitz A. J., Kondolf G. M., Marden M., Page M. J., Peacock D. H., Petticrew E. L., Salomons W. et Trustrum N. A.** (2005) Fine-grained sediment in river systems: environmental significance and management issues. *River Research and Applications*, 21, 693-717.
- Palmer M. A. et Febria C. M.** (2012) The heartbeat of ecosystems. *Science*, 336, 1393-1394.
- Parkyn S. M., Rabeni C. F. et Collier K. J.** (1997) Effects of crayfish (*Paraneopros planifrons*: Parastacidae) on in-stream processes and benthic faunas: A density manipulation experiment. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 31, 685-692.
- Percival E. et Whitehead H.** (1926) Observations on the biology of the mayfly, *Ephemera danica* Mull. In: *Proceedings of the Leeds Philosophical Society*. (pp. 136-148).
- Petchey O., McPhearson T., Casey T. et Morin P.** (1999) Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature*, 402, 69-72.
- Pierre-Baroux M.** (1985) *Étude expérimentale de la prédation chez la larve de Cordulegaster boltoni (Donov, 1807)[Insectes, Odonates]*, Université Lyon 1.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D. et the R Development Core Team** (2011) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-102.
- Poff N. L. et Ward J. V.** (1990) Physical habitat template of lotic systems: Recovery in the context of historical pattern of spatiotemporal heterogeneity. *Environmental Management*, 14, 629-645.
- Poff N. L., Allan J. D., Bain M. B., Karr J. R., Prestegard K. L., Richter B. D., Sparks R. E. et Stromberg J. C.** (1997) The natural flow regime. *BioScience*, 47, 769-784.
- Polis G. A., Anderson W. B. et Holt R. D.** (1997) Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 289-316.

- Prodon R.** (1976) *Le Substrat, facteur écologique de la vie aquatique: observations et expériences sur les larves de Micropterna testacea et Cordulegaster annulatus*, Université Lyon I.
- Pye M. C., Vaughan I. P. et Ormerod S. J.** (2012) Episodic acidification affects the breakdown and invertebrate colonisation of oak litter. *Freshwater Biology*, 57, 2318-2329.
- R Development Core Team** (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabeni C. F., Doisy K. E. et Galat D. L.** (2002) Testing the biological basis of a stream habitat classification using benthic invertebrates. *Ecological Applications*, 12, 782-796.
- Rennerich J. et Schuhmacher H.** (1983) Some aspects of the casebuilding behaviour of the burrowing caddis-larvae of *Sericostoma personatum* Kirby & Spence 1826. In: *Proc. 4th Int. Symp. on Trichoptera, Clemson*. (Ed J. C. Morse), pp. 301-305.
- Resh V. H., Brown A. V., Covich A. P., Gurtz M. E., Li H. W., Minshall G. W., Reice S. R., Sheldon A. L., Wallace J. B. et Wissmar R. C.** (1988) The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 7, 433-455.
- Richards C. et Bacon K. L.** (1994) Influence of fine sediment on macroinvertebrate colonization of surface and hyporheic stream substrates. *Great Basin Naturalist*, 54, 106-113.
- Richardson J. S.** (1992) Coarse particulate detritus dynamics in small, montane streams southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 337-346.
- Richardson J. S., Bilby R. E. et Bondar C. A.** (2005) Organic matter dynamics in small streams of the Pacific Northwest. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 41, 921-934.
- Richardson J. S. et Danehy R. J.** (2007) A synthesis of the ecology of headwater streams and their riparian zones in temperate forests. *Forest Science*, 53, 131-147.
- Richardson J. S.** (2008) Aquatic arthropods and forestry: effects of large-scale land use on aquatic systems in Nearctic temperate regions1. *The Canadian Entomologist*, 140, 495-509.
- Richardson J. S., Zhang Y. et Marczak L. B.** (2010) Resource subsidies across the land–freshwater interface and responses in recipient communities. *River Research and Applications*, 26, 55-66.
- Robert K. et Juniper S.** (2012) Surface-sediment bioturbation quantified with cameras on the NEPTUNE Canada cabled observatory. *Marine Ecology Progress Series*, 453, 137-149.
- Rodier J., Legube B. et Merlet N.** (2009) *L'analyse de l'eau: eaux naturelles, eaux résiduaires, eau de mer*, Dunod, Paris.
- Rodriguez-Iturbe I.** (2000) Ecohydrology: A hydrologic perspective of climate-soil-vegetation dynamics. *Water Resources Research*, 36, 3-9.
- Roeding C. E. et Smock L. A.** (1989) Ecology of macroinvertebrate shredders in a low-gradient sandy-bottomed stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 8, 149-161.
- Romaní A. M. et Sabater S.** (2001) Structure and activity of rock and sand biofilms in a mediterranean stream. *Ecology*, 82, 3232-3245.
- Romaní A. M.** (2010) Freshwater Biofilms. In: *Biofouling*. (pp. 137-153. Wiley-Blackwell.
- Sabater F., Butturini A., Martí E., Muñoz I., Romaní A., Wray J. et Sabater S.** (2000) Effects of riparian vegetation removal on nutrient retention in a Mediterranean stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 19, 609-620.
- Sandnes J., Forbes T., Hansen R. et Sandnes B. r.** (2000) Influence of particle type and faunal activity on mixing of di(2-ethylhexyl)phthalate (DEHP) in natural sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 197, 151-167.
- Sanpera-Calbet I., Lecerf A. et Chauvet E.** (2009) Leaf diversity influences in-stream litter decomposition through effects on shredders. *Freshwater Biology*, 54, 1671-1682.

- Sanpera-Calbet I., Chauvet E. et Richardson J.** (2012) Fine sediment on leaves: shredder removal of sediment does not enhance fungal colonisation. *Aquatic Sciences*, 74, 527-538.
- Schmidt S., Jouanneau J.-M., Weber O., Lecroart P., Radakovitch O., Gilbert F. et Jézéquel D.** (2007) Sedimentary processes in the Thau Lagoon (France): From seasonal to century time scales. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72, 534-542.
- Shapas T. J. et Hilsenhoff W. L.** (1976) Feeding habits of Wisconsin's predominant lotic Plecoptera, Ephemeroptera, and Trichoptera. *Great Lakes Entomologist*, 9, 175-188.
- Silsbee D. et Larson G.** (1983) A comparison of streams in logged and unlogged areas of Great Smoky Mountains National Park. *Hydrobiologia*, 102, 99-111.
- Smith B. J., Davies P. E. et Munks S. A.** (2009) Changes in benthic macroinvertebrate communities in upper catchment streams across a gradient of catchment forest operation history. *Forest Ecology and Management*, 257, 2166-2174.
- Solan M., Cardinale B. J., Downing A. L., Engelhardt K. A. M., Ruesink J. L. et Srivastava D. S.** (2004) Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science*, 306, 1177-1180.
- Solan M., Wigham B. D., Hudson I. R., Kennedy R., Coulon C. H., Norling K., Nilsson H. C. et Rosenberg R.** (2004) In situ quantification of bioturbation using time-lapse fluorescent sediment profile imaging (f-SPI), luminophore tracers and model simulation. Marine Ecology-Progress Series.
- Southwood T. R. E.** (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46, 337-365.
- Speaker R., Moore K. et Stan G.** (1984) Analysis of the process of retention of organic matter in stream ecosystems. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung fur theoretische und angewandte Limnologie*, 22, 1835-1841.
- Sponseller R. A. et Benfield E. F.** (2001) Influences of land use on leaf breakdown in southern Appalachian headwater streams: a multiple-scale analysis. *Journal of the North American Benthological Society*, 20, 44-59.
- Šporka F., Vlek H., Bulánková E. et Krno I. j.** (2006) Influence of seasonal variation on bioassessment of streams using macroinvertebrates. In: *The Ecological Status of European Rivers: Evaluation and Intercalibration of Assessment Methods*. (Eds M. Furse, D. Hering, K. Brabec, A. Buffagni, L. Sandin et P. M. Verdonschot), pp. 543-555. Developments in Hydrobiology. Springer Netherlands.
- Statzner B., Fuchs U. et Higler L. W. G.** (1996) Sand erosion by mobile predaceous stream insects: Implications for ecology and hydrology. *Water Resources Research*, 32, 2279-2287.
- Statzner B., Fievet E., Champagne J.-Y., Morel R. et Herouin E.** (2000) Crayfish as geomorphic agents and ecosystem engineers: Biological behavior affects sand and gravel erosion in experimental streams. *Limnology and Oceanography*, 45, 1030-1040.
- Statzner B., Bis B., Dolédec S. et Usseglio-Polatera P.** (2001) Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology*, 2, 73-85.
- Statzner B.** (2012) Geomorphological implications of engineering bed sediments by lotic animals. *Geomorphology*, 157-158, 49-65.
- Steinman A. D., Lamberti G. A. et Leavitt P. R.** (2006) Biomass and pigments of benthic algae. In: *Methods in stream ecology*. (Eds R. Hauer et G. A. Lamberti), pp. 357-379. Academic Press.
- Stone M. K. et Wallace J. B.** (1998) Long-term recovery of a mountain stream from clear-cut logging: the effects of forest succession on benthic invertebrate community structure. *Freshwater Biology*, 39, 151-169.
- Strahler A. N.** (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, 38, 913-920.

- Stream Bryophyte Group** (1999) Roles of Bryophytes in stream ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 18, 151-184.
- Studinski J., Hartman K., Niles J. et Keyser P.** (2012) The effects of riparian forest disturbance on stream temperature, sedimentation, and morphology. *Hydrobiologia*, 686, 107-117.
- Suberkropp K. et Klug M. J.** (1976) Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*, 57, 707-719.
- Sun M., Aller R. C. et Lee C.** (1991) Early diagenesis of chlorophyll-a in Long Island Sound sediments: A measure of carbon flux and particle reworking. *Journal of Marine Research*, 49, 379-401.
- Sun M. Y., Aller R. C., Lee C. et Wakeham S. G.** (1999) Enhanced degradation of algal lipids by benthic macrofaunal activity: Effect of *Yoldia limatula*. *Journal of Marine Research*, 57, 775-804.
- Swanson M. E., Franklin J. F., Beschta R. L., Crisafulli C. M., DellaSala D. A., Hutto R. L., Lindenmayer D. B. et Swanson F. J.** (2010) The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 117-125.
- Sweeney B. W., Bott T. L., Jackson J. K., Kaplan L. A., Newbold J. D., Standley L. J., Hession W. C. et Horwitz R. J.** (2004) Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 14132-14137.
- Tachet H., Richoux P., Bournaud M. et Usseglio-Polatera P.** (2010) *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie*, CNRS Editions, Paris.
- Thioulouse J., Chessel D., Doledec S. et Olivier J.-M.** (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7, 75-83.
- Thompson R. M. et Lake P. S.** (2010) Reconciling theory and practise: The role of stream ecology. *River Research and Applications*, 26, 5-14.
- Thomson J. R., Taylor M. P., Fryirs K. A. et Brierley G. J.** (2001) A geomorphological framework for river characterization and habitat assessment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 11, 373-389.
- Tinkler K. J.** (1985) *A short history of geomorphology*, Croom Helm London.
- Usseglio-Polatera P., Bournaud M., Richoux P. et Tachet H.** (2000) Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology*, 43, 175-205.
- Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins J. R., Sedell J. R. et Cushing C. E.** (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130-137.
- Vitousek P. M. et Reiners W. A.** (1975) Ecosystem succession and nutrient retention: A hypothesis. *BioScience*, 25, 376-381.
- Vorosmarty C. J., McIntyre P. B., Gessner M. O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., Glidden S., Bunn S. E., Sullivan C. A., Liermann C. R. et Davies P. M.** (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467, 555-561.
- Wagner R.** (1990) A laboratory study on the life cycle of *Sericostoma personatum* (Kirby & Spence), and light dark-dependent food consumption. *Hydrobiologia*, 208, 201-212.
- Wagner R.** (1991) The influence of the diel activity pattern of the larvae of *Sericostoma personatum* (Kirby & Spence) (Trichoptera) on organic matter distribution in stream-bed sediments — a laboratory study. *Hydrobiologia*, 224, 65-70.
- Wallace J. et Hutchens J.** (2000) Effects of invertebrates in lotic ecosystem processes. In: *Invertebrates as webmasters in ecosystems*. (Eds D. Coleman et P. Hendrix), pp. 73-96. CABI Publishing, Oxon, United Kingdom.
- Wallace J. B. et Merritt R. W.** (1980) Filter-feeding ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 25, 103-132.

- Wallace J. B., Eggert S. L., Meyer J. L. et Webster J. R.** (1997) Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science*, 277, 102-104.
- Wallace J. B., Eggert S. L., Meyer J. L. et Webster J. R.** (1999) Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem. *Ecological Monographs*, 69, 409-442.
- Ward J. V.** (1989) The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 8, 2-8.
- Warner R. R. et Chesson P. L.** (1985) Coexistence mediated by recruitment fluctuations: A field guide to the storage effect. *The American Naturalist*, 125, 769-787.
- Wasson J. G., Malavoi J. R., Maridet L., Souchon Y. et Paulin L.** (1998) *Impacts écologiques de la chenalisation des rivières.*, Cemagref, Lyon.
- Webster J., Wallace J. et Benfield E.** (1995) Organic processes in streams of the eastern United States. In: *River and stream ecosystems*. (Eds C. E. Cushing, G. W. Minshall et K. W. Cummins), pp. 117-187. Elsevier, Amsterdam.
- Webster J. R. et Waide J. B.** (1982) Effects of forest clearcutting on leaf breakdown in a southern Appalachian stream. *Freshwater Biology*, 12, 331-344.
- Webster J. R., Gurtz M. E., Hains J. J., Meyer J. L., Swank W. T., Waide J. B. et Wallace J. B.** (1983) Stability of stream ecosystems. In: *Stream Ecology*. (Eds J. Barnes et G. W. Minshall), pp. 355-395. Springer US.
- Webster J. R. et Meyer J. L.** (1997) Stream Organic Matter Budgets: An Introduction. *Journal of the North American Benthological Society*, 16, 3-13.
- Welton J. S. et Ladle M.** (1979) Two sediment trap designs for use in small rivers and streams. *Limnology and Oceanography*, 24, 588-592.
- Wentworth C. K.** (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology*, 30, 377-392.
- Westfall M. J., Jr. et Tennesen K. J.** (1996) Odonata. In: *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. (Eds R. W. Merritt et K. W. Cummins), p. 862. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa.
- Wilby R. L., Dalgleish H. Y. et Foster I. D. L.** (1997) The impact of weather patterns on historic and contemporary catchment sediment yields. *Earth Surface Processes and Landforms*, 22, 353-363.
- Wipfli M. S., Richardson J. S. et Naiman R. J.** (2007) Ecological linkages between headwaters and downstream ecosystems: transport of organic matter, invertebrates, and wood down headwater channels. *Journal of the American Water Resources Association*, 43, 72-85.
- Wood P. J. et Armitage P. D.** (1997) Biological Effects of Fine Sediment in the Lotic Environment. *Environmental Management*, 21, 203-217.
- Yodzis P.** (1986) Competition, mortality, and community structure. In: *Community ecology*. (Eds J. M. Diamond et T. J. Case), pp. 480-491. Harper and Row, New York.
- Zanetell B. A. et Peckarsky B.** (1996) Stoneflies as ecological engineers – hungry predators reduce fine sediments in stream beds. *Freshwater Biology*, 36, 569-577.
- Zhang Y., Richardson J. S. et Pinto X.** (2009) Catchment-scale effects of forestry practices on benthic invertebrate communities in Pacific coastal streams. *Journal of Applied Ecology*, 46, 1292-1303.







# Liste des Figures

<b>Figure I.1</b> La courbe de Hjulström (1935).....	15
<b>Figure I.2</b> Illustration schématique de quelques flux majeurs d'énergie fixée dans le compartiment biologique à travers l'interface ruisseau-ripisylve le long du réseau fluvial. La taille des flèches n'indique pas l'amplitude des flux. (Richardson et al., 2010).....	17
<b>Figure I.3</b> Organisation hiérarchique d'un hydrosystème fluvial ruisseau et ses sous-systèmes. L'échelle spatiale linéaire approximative, adaptée aux ruisseaux de montagne de second et troisième ordre, est indiquée (Frissell <i>et al.</i> , 1986).19	
<b>Figure I.4</b> Cartographie des unités géomorphiques et hydrauliques pour les tronçons représentatifs de trois types de rivières. Le type de rivière de gorge est illustré par un tronçon de la rivière Kerripit (31°59'55"S, 151°40'15"E), située dans une vallée confinée (A). (B) Un exemple du type de rivière de vallée en partie confinée avec zone inondable discontinue contrôlée par la roche mère provenant de la rivière Gloucester (32°03'10"S, 151°41'20"E). Un exemple de type de rivière à lit méandrique graveleux provenant de la rivière Cobark (31°57'S, 151°42'30"E) est présenté en (C). Classes de substrat : S1=100 % de roche mère ; S2=>80 % de roche mère ; S3=30–60 % de roche mère, mélangé avec des galets et des cailloux ; S4=principalement des rochers et des galets ; S5=>60 % de galets ; S6=surtout mélange de galets et de cailloux ; S7=même mélange de galets, cailloux et graviers ; S8=cailloux, de gravier et de sable. Notez les classes de substrat utilisées ici sont tirées des données recueillies dans le bassin versant Manning, et ne sont pas conçues comme des classes génériques. Classes de types d'écoulement de surface : H2=courant à peine perceptible ; H3=faible courant de surface ; H5=ondulations ; H6=ondes stationnaires ininterrompues ; H7=ondes stationnaires interrompues ; H8=cascades. (d'après Thomson <i>et al.</i> , 2001).....	20
<b>Figure I.5</b> Réseau trophique schématique des ruisseaux de tête de bassin.....	24
<b>Figure I.6</b> Modèle d'habitat à deux axes représentant la variation spatiale et temporelle. La couleur est d'autant plus foncée que la richesse spécifique est grande. Voir le texte pour plus de détails. D'après Townsend, 1989. ....	26
<b>Figure I.7</b> Sacs de litière à grosses (à gauche) et à fines mailles (à droite) en forme de tétraèdres. (Source : H. Roussel).....	31
<b>Figure I.8</b> Caractéristiques des différents groupes fonctionnels impliqués dans le processus de bioturbation. (Source : Nereis Park).....	34
<b>Figure II.1</b> Diagramme représentant les questions et les objectifs de la thèse agencés dans les différents chapitres. Les questions clés et les hypothèses testées correspondantes sont données dans les boîtes de dialogues de gauche et de droite, respectivement. ....	42
<b>Figure II.2</b> Carte géomorphologique de la Montagne Noire. Source des cartes Nicolas Tormo ( <a href="http://nicolas.tormo.free.fr">http://nicolas.tormo.free.fr</a> )44	
<b>Figure II.3</b> Carton botanique extrait de la carte de la végétation de Carcassonne (1964); Echelle 1 : 1 250 000, (Source : P. Rey) .....	45
<b>Figure II.4</b> Carte forestière de la Montagne Noire. Source BD forêt de l'institut national de l'information géographique et forestière (Géoportail).....	45
<b>Figure II.5</b> Localisation des 6 stations d'étude dans la Montagne Noire dont 3 ruisseaux traversant des forêts matures (1-Lampy / 2-Pas du Sant / 3-Orival) et 3 autres traversant une forêt au stade précoce (4-Bernassonne / 5-Bernazobre / 6-Montaud). Les ruisseaux ont été appariés 2 à 2 au cours de notre étude (1-4, 2-5 et 3-6). Source de la photographie aérienne : Institut national de l'information géographique et forestière (Géoportail). Source des photographies des ruisseaux E. Monoury. ....	46
<b>Figure II.6</b> Déroulement du traitement d'image pour obtenir la surface foliaire. Pour les détails méthodologiques, voir le texte. ....	50
<b>Figure III.1</b> Température de l'eau mensuelle moyenne ( $\pm$ erreur standard) d'avril à novembre 2011 pour les ruisseaux du Lampy (vert foncé) et Bernassonne (vert clair). Pas de mesures en hiver par enregistrement continu. ....	70
<b>Figure III.2</b> Résultat de l'ACP centrée conduite sur la granulométrie du sédiment des zones de dépôt. Distribution des échantillons (points) dans le plan CP 1 X CP 2. La position des échantillonnages pour les saisons hiver (H), printemps (P), été (E) et automne (A) est signifiée par des points bleus, verts, oranges et rouges respectivement. La position moyenne des échantillonnages pour chaque saison (centre de gravité) est représentée par un carré coloré (fonction de la saison considérée) relié par des lignes de même couleur à chacun des échantillons de la saison. ....	72
<b>Figure III.3</b> Caractéristiques des zones de dépôt a) teneur en chlorophylle <i>a</i> du sédiment ( $\text{mg.m}^{-2}$ ), b) teneur en matière organique contenue dans les sédiments ( $\text{kg PSSC.m}^{-2}$ ) c) quantité de matière organique particulière grossière (MOPG) à la surface des sédiments ( $\text{g PS.m}^{-2}$ ) et d) quantité de sédiment déposé à la surface des sédiments. La	

moyenne et l'erreur standard des mesures est représentée pour chaque ruisseau (L : Lampy et Bg : Bergnassonne) à chaque saison : hiver (H, bleu), printemps (P, vert), été (E, jaune) et automne (A, rouge). .....	73
<b>Figure III.4</b> Indices de diversité de la macrofaune benthique obtenus à partir d'échantillons ( $n=5$ ) réalisés dans deux ruisseaux et pour quatre saisons. Moyenne et erreur standard pour chaque ruisseau Lampy (L) et Bergnassonne (Bg) et pour chaque saison hiver (H), printemps (P), été (E) et automne (A). .....	76
<b>Figure III.5</b> Structure taxonomique des communautés d'invertébrés benthiques provenant des zones de dépôt suivies au cours des saisons évaluée à travers un positionnement multidimensionnel on-métrique basé sur l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis (2D-stress=0,19). Les points représentent les 5 zones de dépôt échantillonnées dans les ruisseaux Lampy (L1 à L5) et Bergnassonne (B1 à B5) au cours de quatre dates d'échantillonnage (2011) correspondant aux saisons : Hiver (Bleu), Printemps (Vert), Eté (Jaune) et Automne (Orange). .....	77
<b>Figure III.6</b> Structure fonctionnelle des communautés d'invertébrés benthiques provenant des zones de dépôt suivies au cours des saisons évaluée à travers un positionnement multidimensionnel non-métrique basé sur l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis (2D-stress=0,16) pour les traits bioécologiques. Les points représentent les 5 zones de dépôt échantillonnées dans les ruisseaux Lampy (L1 à L5) et Bergnassonne (B1 à B5) au cours de quatre dates d'échantillonnage (2011) correspondant aux saisons : Hiver (Bleu), Printemps (Vert), Eté (Jaune) et Automne (Orange). .....	79
<b>Figure III.7</b> Choix des taxons représentatifs de la zone de dépôt ayant des capacités de bioturbation a) Score sur 3 obtenu par addition de 3 fréquences de traits : taille maximale >1 cm, comportement fouisseur et fréquence d'apparition dans les échantillonnages de zones de dépôt ( $n=40$ ), b) Biomasse totale moyenne par $m^2$ estimée à partir des densités moyennes obtenues lors des échantillonnages ( $n=40$ ) et d'une masse moyenne par taxon obtenue pour 10 individus. 82	
<b>Figure III.8</b> Individus du genre <i>Potamophylax</i> (a) vue dorsale et fourreau d'une jeune larve et (b) vue latérale d'une larve de dernier stade. (source E. Monoury) .....	84
<b>Figure III.9</b> Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de <i>Potamophylax</i> sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=27$ ), printemps ( $n=28$ ), été ( $n=6$ ) et automne ( $n=30$ ). .....	85
<b>Figure III.10</b> Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de <i>Potamophylax</i> sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=27$ ), printemps ( $n=28$ ), été ( $n=6$ ) et automne ( $n=30$ ). .....	85
<b>Figure III.11</b> Vue dorsale d'un individu du genre <i>Leuctra</i> . (source E. Monoury) .....	86
<b>Figure III.12</b> Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de <i>Leuctra</i> sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=41$ ), printemps ( $n=5$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=35$ ). .....	86
<b>Figure III.13</b> Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de <i>Leuctra</i> sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=41$ ), printemps ( $n=5$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=35$ ). .....	87
<b>Figure III.14</b> Individus du genre <i>Sericostoma</i> (a) vue dorsale et fourreau d'une jeune larve et (b) vue latérale d'une larve de dernier stade. (source E. Monoury) .....	87
<b>Figure III.15</b> Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de <i>Sericostoma</i> sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=15$ ), printemps ( $n=18$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=12$ ). .....	88
<b>Figure III.16</b> Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de <i>Sericostoma</i> sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=15$ ), printemps ( $n=18$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=12$ ). .....	88
<b>Figure III.17</b> Vues latérales d'individus du genre <i>Gammarus</i> . (source E. Monoury) .....	89
<b>Figure III.18</b> Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de <i>Gammarus</i> sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=23$ ), printemps ( $n=15$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=21$ ). .....	90
<b>Figure III.19</b> Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de <i>Gammarus</i> sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=23$ ), printemps ( $n=15$ ), été ( $n=17$ ) et automne ( $n=21$ ). .....	90
<b>Figure III.20</b> Vue dorsale d'un individu du genre <i>Ephemera</i> . (source E. Monoury) .....	91
<b>Figure III.21</b> Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d' <i>Ephemera</i> sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver ( $n=9$ ), printemps ( $n=7$ ), été ( $n=4$ ) et automne ( $n=1$ ). .....	92
<b>Figure III.22</b> Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d' <i>Ephemera</i> sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver ( $n=9$ ), printemps ( $n=7$ ), été ( $n=4$ ) et automne ( $n=1$ ). .....	92

<b>Figure III.23</b> Résultat des ACP en pourcentage conduites sur les contenus digestifs des espèces de consommateurs primaires. Distribution des contenus digestifs individuels (points) dans le plan CP 1 X CP 2 (b) selon les catégories ingérées (flèches). La position des contenus digestifs obtenus pour les saisons hiver (H), printemps (P), été (E) et automne (A) est signifiée par des points bleus, verts, oranges et rouges respectivement. La position moyenne des contenus digestifs associée à chaque saison (centre de gravité) est représentée par un carré coloré relié par des lignes de même couleur à chacun des échantillons correspondants.....	94
<b>Figure III.24</b> Individus du genre <i>Odontocerum</i> (a) vue latérale et fourreau d'une jeune larve et (b) vues ventrale (haut) et latérale (bas) d'une larve de dernier stade. (source E. Monoury) .....	95
<b>Figure III.25</b> Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d' <i>Odontocerum albicorne</i> en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver (n=18), printemps (n=26), été (n=18) et automne (n=16)...	96
<b>Figure III.26</b> Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d' <i>Odontocerum albicorne</i> en fonction de la saison de prélèvement hiver (n=18), printemps (n=26), été (n=18) et automne (n=16). .....	96
<b>Figure III.27</b> Electivité moyenne d' <i>Odontocerum albicorne</i> pour les différents types de proie rencontrés dans les contenus digestifs pour chaque saison : hiver (bleu), printemps (vert), été (orange) et automne (rouge). .....	97
<b>Figure III.28</b> Individus du genre <i>Hexatoma</i> sp. (source E. Monoury).....	97
<b>Figure III.29</b> Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d' <i>Hexatoma</i> sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver (n=29), printemps (n=19), été (n=22) et automne (n=4). .....	98
<b>Figure III.30</b> Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs d' <i>Hexatoma</i> sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver (n=29), printemps (n=19), été (n=22) et automne (n=4). .....	98
<b>Figure III.31</b> Electivité moyenne d' <i>Hexatoma</i> sp. pour les différents types de proie rencontrés dans les contenus digestifs pour chaque saison : hiver (bleu), printemps (vert), été (orange) et automne (rouge). .....	99
<b>Figure III.32</b> Vues dorsales d'individus du genre <i>Cordulegaster</i> . (source E. Monoury) .....	99
<b>Figure III.33</b> Fréquence d'apparition (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de <i>Cordulegaster</i> sp. en fonction de la saison d'échantillonnage. Chaque barre d'histogramme représente une fréquence établie sur tous les individus prélevés à la même saison : hiver (n=8), printemps (n=2), été (n=5) et automne (n=6). .....	100
<b>Figure III.34</b> Abondance relative moyenne (%) de chacune des catégories observées dans les contenus digestifs de <i>Cordulegaster</i> sp. en fonction de la saison de prélèvement hiver (n=8), printemps (n=2), été (n=5) et automne (n=6). .....	100
<b>Figure III.35</b> Electivité moyenne de <i>Cordulegaster</i> sp. pour les différents types de proie rencontrés dans les contenus digestifs pour chaque saison : hiver (bleu), printemps (vert), été (orange) et automne (rouge). .....	101
<b>Figure III.36</b> Résultat de l'ACP en pourcentage conduite sur les contenus digestifs des consommateurs secondaires. Distribution des contenus digestifs individuels (points) dans le plan CP 1 X CP 2 (b) selon les catégories ingérées (flèches). La position des contenus digestifs obtenus pour les saisons hiver (H), printemps (P), été (E) et automne (A) est signifiée par des points bleus, verts, oranges et rouges respectivement. La position moyenne des contenus digestifs associée à chaque saison (centre de gravité) est représentée par un carré coloré (fonction de la saison considérée) relié par des lignes de même couleur à chacun des échantillons de la saison.....	102
<b>Figure III.37</b> Variations saisonnières mises en évidences pour les caractéristiques de l'eau du ruisseau et les caractéristiques géomorphologiques et faunistiques de la zone de dépôt. ....	105
<b>Figure IV.1</b> Représentation schématique du principe des deux méthodes de quantification du traceur : apparition (gauche) et disparition (droite) du traceur. Les vues latérales montrant l'agencement des couches des différents matériaux et les vues de dessus au commencement (T0) et au cours de l'expérience (Tx). ....	122
<b>Figure IV.2</b> Déroulement du traitement d'image pour obtenir le taux de remaniement sédimentaire de surface par la méthode de disparition des traceurs. Les différentes étapes sont numérotées de 1 à 6. ....	123
<b>Figure IV.3</b> Quantification du remaniement sédimentaire <i>in situ</i> . Acquisition de l'image et enceinte. ....	128
<b>Figure IV.4</b> Surface de sédiment remaniée (en cm <sup>2</sup> et pourcentage de la surface totale) en fonction du temps, pour chaque unité expérimentale des cinq expériences. Les différents symboles représentent les répliques. Expérience avec (A) : <i>Gammarus fossarum</i> (n=3), (B) : <i>Cordulegaster boltonii</i> (n=3), (C) <i>Sericostoma</i> sp. (n=6), (D) : <i>Barbatula barbatula</i> (n=8) et (E) : Communauté du ruisseau Lampy (expérience <i>in situ</i> ) (n=4). Les détails sur les conditions expérimentales sont donnés dans le Tableau VI.1. A noter que les échelles ne sont pas identiques entre les différents graphiques.....	130
<b>Figure IV.5</b> Echantillons d'images de la surface du sédiment provenant des cinq expériences. Expérience avec (A) : <i>Gammarus fossarum</i> , (B) : <i>Cordulegaster boltonii</i> , (C) : Communauté du ruisseau Lampy (expérience <i>in situ</i> ), (D) <i>Sericostoma</i> sp. et (E) : <i>Barbatula barbatula</i> . Les pixels noirs représentent les traceurs. Les détails sur les conditions expérimentales sont donnés dans le Tableau VI.1.....	132

- Figure V.1** Analyse en composante principale des dix variables abiotiques déterminées pour chaque zone de dépôt. Cercle des corrélations (a) et ordination des échantillons (b) sur les deux premières composantes qui condensent 60,2 % de la variation totale du jeu de données. Les points représentent les zones de dépôt échantillonnées dans des ruisseaux traversant des forêts matures (FM ; symboles noirs) et des forêts au stade précoce (FSP ; symboles blancs). Chaque point est lié à la position moyenne du ruisseau auquel il appartient..... 147
- Figure V.2** Diversité des invertébrés benthiques provenant des enceintes expérimentales évaluée à travers la richesse spécifique raréfiée estimée pour 79 individus par échantillon (a) et l'indice d'équitabilité de Pielou (b). Les barres noires et blanches correspondent aux moyennes par ruisseau selon qu'il traverse une forêt mature ou une forêt au stade précoce, respectivement..... 148
- Figure V.3** Structure des communautés d'invertébrés benthiques provenant des enceintes expérimentales évaluée à travers un positionnement multidimensionnel basé sur l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis (2D-stress=0,22). Les points représentent les zones de dépôt échantillonnées dans des ruisseaux traversant des forêts matures (FM ; symboles noirs) et des forêts au stade précoce (FSP ; symboles blancs). Chaque point est lié à la position moyenne du site ruisseau auquel il appartient..... 149
- Figure V.4** Evaluation du fonctionnement de l'écosystème par le taux de remaniement sédimentaire de surface (a,b) et le taux de décomposition des litières (c,d) dans les zones de dépôt. Les taux sont exprimés soit en jour<sup>-1</sup> (a,c) ou en degré.jours<sup>-1</sup> (b,d). Les barres noires et blanches correspondent aux moyennes ( $\pm$ erreur standard) par ruisseau selon qu'il traverse une forêt mature ou une forêt au stade précoce, respectivement. .... 151
- Figure V.5** Taux de remaniement sédimentaire de surface (RSS) en fonction du taux de décomposition des litières (k) (exprimés tous les deux en degré.jours<sup>-1</sup>). Les points représentent les zones de dépôt échantillonnées dans des ruisseaux traversant des forêts matures (symboles noirs) et des forêts au stade précoce (symboles blancs). La ligne continue représente le modèle de régression linéaire liant les deux processus dans les zones de dépôt se trouvant dans les ruisseaux traversant des forêts matures ( $P < 0,001$ ,  $R^2 = 0,59$ ) et la ligne en pointillés représente le taux de remaniement sédimentaire de surface moyen pour les zones de dépôt se trouvant dans les ruisseaux traversant des forêts au stade précoce ( $P = 0,212$ ,  $R^2 = 0,12$ ). La zone grise correspond au domaine où le remaniement dans les forêts au stade précoce excède le potentiel prédit par le taux de décomposition des litières dans les forêts matures..... 152
- Figure VI.1** Exemple d'évolution de la couche de traceur (jaune-orangé) au cours du temps pour chaque taxon, image avant et après binarisation des pixels. Après binarisation, les luminophores sont en noir. .... 167
- Figure VI.2** Taux de remaniement sédimentaire de surface (RSS) pour chaque taxon et chaque densité (moyenne  $\pm$  erreur standard). Pour chaque taxon la basse densité est représentée en gris clair et la haute densité (2 fois la basse densité) en gris foncé. (a) RSS total exprimé en cm<sup>2</sup>.j<sup>-1</sup> ; (b) RSS individuel exprimé en cm<sup>2</sup>.j<sup>-1</sup>.ind<sup>-1</sup> ; (c) RSS ramené au biovolume total des individus exprimé en cm<sup>2</sup>.j<sup>-1</sup>.cm<sup>-3</sup>. Les valeurs des densités respectives de chaque taxon sont présentées dans le texte. .... 169
- Figure VI.3** Décomposition des feuilles d'aulne : (a) vitesse de perte de masse foliaire (k) et vitesse de perte de surface foliaire (ksurf) et (b) taux de consommation relatif (TCR). Les moyennes et erreur standard des mesures obtenues pour la densité basse (gris clair) et la densité haute de Sericostoma (gris foncé) sont données. .... 170
- Figure VI.4** Relation hypothétique entre le taux de remaniement sédimentaire de surface et la densité d'organismes remanieurs présents dans le milieu. Position potentielle de chaque espèce ( $n=4$  taxons) dans les conditions d'études mises en place. .... 173
- Figure VI.5** Relation entre les processus de décomposition des litières végétales et de remaniement sédimentaire de surface calculés de la même manière : (a) relation entre la vitesse de perte de surface foliaire (ksurf) et la vitesse de remaniement sédimentaire de surface (RSS), (b) relation entre la vitesse de perte de masse foliaire (k) et le taux de remaniement sédimentaire de surface (RSS) ..... 175
- Figure VII.1** Schéma synthétique des résultats du fonctionnement des zones de dépôt. Les sources de carbone organique sont colorées en rouge et les principaux groupes trophiques d'invertébrés sont colorés en bleu. La taille des flèches schématise l'importance du flux de nourriture qu'elle représente entre les compartiments. Les facteurs dont l'influence sur les macroinvertébrés a été évaluée sont représentés en violet. La granulométrie des sédiments selon si elle est plus ou moins fine a un effet sur la diversité et la composition des assemblages de macroinvertébrés. L'impact des macroinvertébrés sur leur environnement a été étudié à travers les processus de Décomposition (D) et de Bioturbation (B). .... 182
- Figure VII.3** Taux de remaniement sédimentaire de surface (RSS) estimé par modèle additif en fonction du taux de remaniement sédimentaire de surface mesuré in situ. Les RSS sont exprimés en cm<sup>2</sup>.j<sup>-1</sup>. La ligne pointillée représente l'égalité hypothétique des deux types de RSS. .... 187

# Liste des Tableaux

<b>Tableau II.1</b> Description des trois paires de tronçons de ruisseaux entrant dans cette étude. Chaque paire est constitué d'un ruisseau traversant une forêt mature (FM) et d'un ruisseau traversant une forêt au stade précoce (FSP). La moyenne et l'erreur standard sont données pour l'ouverture de canopée ( $n=5$ zones de dépôt). ....	48
<b>Tableau II.2</b> Inventaire des descripteurs écologiques utilisés pour caractériser la zone de dépôt à chaque niveau d'organisation biologique considéré et amplitude temporelle pour chaque de station d'étude ou laboratoire. Sur une année, 4 saisons ont été considérées : hiver (H), printemps (P), été (E) et automne (A). ....	54
<b>Tableau III.1</b> Traits biologiques et les catégories associées considérés dans cette étude. ....	64
<b>Tableau III.2</b> Dates de prélèvement et caractéristiques de l'eau des ruisseaux à chaque saison ( $n=1$ échantillon par saison) au cours de l'année 2011. ....	70
<b>Tableau III.3</b> Granulométrie moyenne ( $\pm$ erreur standard) des sédiments prélevés dans les zones de dépôt ( $n=5$ ) des ruisseaux Lampy et Bergnassonne à quatre saisons d'échantillonnage (2011). Les sédiments sont répartis entre 5 classes de taille et sont exprimées en % de volume total. ....	71
<b>Tableau III.4</b> Résultats des analyses de variance en fonction du facteur saison et interaction entre les facteurs saison et ruisseau pour les variables descriptives de l'habitat physique et chimique des zones de dépôt étudiées : la granulométrie du sédiment (principales composantes 1 et 2 de l'ACP), la quantité de matière organique dans le sédiment et à la surface du sédiment, teneur en chlorophylle <i>a</i> du sédiment et dépôt de sédiment. Pour chaque analyse, le nombre de zones étudiées ( $n$ ), le nombre de degrés de liberté (ddl), la statistique (F), la significativité de la statistique (p) et la transformation utilisée sont donnés. ....	74
<b>Tableau III.5</b> Résultats des analyses de variance en fonction des facteurs saison, ruisseau et interaction entre saison et ruisseau pour les variables descriptives de la communauté macrobenthique des zones de dépôt étudiées ( $n=40$ ) : la densité totale d'organismes, la richesse raréfiée, la richesse en éphéméroptères, trichoptères et plécoptères (EPT), l'équitabilité J' et l'indice de Simpson D. Pour chaque analyse, le nombre de zones étudiées, le nombre de degrés de liberté (ddl), la statistique (F), la significativité de la statistique (p) et la transformation utilisée sont donnés. ....	75
<b>Tableau III.6</b> Contribution (en %) des taxons principaux (contribution>3 %) à la dissimilarité moyenne totale ( $BC_{diss}$ ) entre communauté prélevées au cours de quatre échantillonnages correspondants aux saisons : Hiver (H), Printemps (P), Été (E) et Automne (A). Données obtenues par analyse SIMPER. ....	78
<b>Tableau III.7</b> Contribution (en %) des catégories de traits bioécologiques principaux (contribution>3 %) à la dissimilarité moyenne totale ( $BC_{diss}$ ) entre communauté prélevées au cours de quatre échantillonnages correspondants aux saisons : Hiver (H), Printemps (P), Été (E) et Automne (A). Données obtenues par analyse SIMPER. ....	80
<b>Tableau III.8</b> Effet de la saison sur la composition en traits bioécologiques des communautés macrobenthiques de zones de dépôt, significativité de la différence entre les saisons des analyses de variance (LME) en fonction du facteur saison et intersection entre les facteurs saison et ruisseau pour les catégories de traits impliqués dans la différence entre saisons et significativité de la différence entre chaque saison des analyses de variance (Test de Student). Significativité : NS : non significatif, * :<0,05, ** :<0,01, *** :<0,001. Fréquence de catégorie plus élevée dans le deuxième ruisseau du couple testé : $\uparrow$ , fréquence de catégorie moins élevée dans le deuxième ruisseau : $\downarrow$ . ....	81
<b>Tableau III.9</b> Caractéristiques des taxons sélectionnés pour l'analyse de contenus digestifs. Fréquence d'apparition dans les échantillons, densité moyenne lorsque l'espèce est présente Le type de nourriture et le mode de nutrition rentrent également en compte dans le choix des taxons sélectionnés. ....	83
<b>Tableau III.10</b> Nombre et ( <i>longueur moyenne</i> ) des individus de chaque taxon dont le contenu a été analysé pour chaque saison d'échantillonnage (hiver, printemps, été et automne) ....	83
<b>Tableau III.11</b> Résultats des corrélations de Pearson entre chaque catégorie de nourriture ingérée par <i>Potamophylax</i> sp. et la taille de l'organisme : degrés de liberté (ddl), statistique (t), valeur de p (p) et corrélation (r). ....	85
<b>Tableau III.12</b> Résultats des corrélations de Pearson entre chaque catégorie de nourriture ingérée par <i>Leuctra</i> sp. et la taille de l'organisme : degrés de liberté (ddl), statistique (t), valeur de p (p) et corrélation (r). ....	87
<b>Tableau III.13</b> Résultats des corrélations de Pearson entre chaque catégorie de nourriture ingérée par <i>Sericostoma</i> sp. et la taille de l'organisme : degrés de liberté (ddl), statistique (t), valeur de p (p) et corrélation (r). ....	89
<b>Tableau III.14</b> Résultats des corrélations de Pearson entre chaque catégorie de nourriture ingérée par <i>Gammarus</i> sp. et la taille de l'organisme : degrés de liberté (ddl), statistique (t), valeur de p (p) et corrélation (r). ....	91
<b>Tableau III.15</b> Résultats des corrélations de Pearson entre chaque catégorie de nourriture ingérée par <i>Ephemera</i> sp. et la taille de l'organisme : degrés de liberté (ddl), statistique (t), valeur de p (p) et corrélation (r). ....	93

<b>Tableau III.16</b> Notes d'affinité de chaque taxon pour les différentes catégories de contenus digestifs et pour chaque saison. Et présence (+) ou absence (-) des différents taxons de proies potentielles : Diptera (D.), Trichoptera (T.), Ephemeroptera (E.), Plecoptera (P.), Coleoptera (C.), Odonata (Od.), Megaloptera (M.), Oligochaeta (Ol.) et organismes d'origine terrestre (Ter.).	111
<b>Tableau IV.1</b> Conditions expérimentales utilisées pour quantifier le remaniement sédimentaire de surface. Pour la communauté du ruisseau Lampy, seules les principales espèces supposées être impliquées dans le remaniement de surface sont indiquées ainsi que leur densité moyenne ( $\pm$ ES) respectives. Pour plus d'informations sur les espèces, se référer au texte.	126
<b>Tableau IV.2</b> Coefficient de remaniement sédimentaire de surface ( $RSS$ , en $\text{cm}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ ) déterminé comme la pente de la droite de régression linéaire de la surface remaniée ( $\text{cm}^2$ ) en fonction des jours. Seules les données situées sur la partie linéaire initiale de la courbe ont été conservées pour les calculs. Comme un seul point de données pour l'expérience sur le terrain recoupe les critères d'inclusion, le $RSS$ a été estimé comme étant la pente de la droite de régression passant par l'origine et le $R^2$ est égal à un. Les valeurs moyennes de $RSS$ par expérience sont données. L'erreur standard et la gamme de variation des $R^2$ représentent la variabilité entre les unités expérimentales. Le $RSS$ per capita a été calculé comme le rapport du $RSS$ sur le nombre d'animaux par microcosme pour les expériences en laboratoire. Il n'a pas été calculé (NC) pour la communauté du ruisseau Lampy.	131
<b>Tableau V.1</b> Description des trois paires de tronçons de ruisseaux entrant dans cette étude. Chaque paire est constitué d'un ruisseau traversant une forêt mature (FM) et d'un ruisseau traversant une forêt au stade précoce (FSP). La moyenne et l'erreur standard sont données pour l'ouverture de canopée ( $n=5$ zones de dépôt).	142
<b>Tableau V.2</b> Caractéristiques de l'eau des trois paires de tronçons de ruisseaux entrant dans cette étude. Chaque paire est constituée d'un ruisseau traversant une forêt mature (FM) et d'un ruisseau traversant une forêt au stade précoce (FSP). La moyenne et l'erreur standard sont données pour la chimie de l'eau ( $n=5$ dates d'échantillonnages) et la température journalière moyenne de l'eau ( $n=15$ jours).	146
<b>Tableau V.3</b> Description des zones de dépôt. La gamme de variation des valeurs par ruisseau ( $n=5$ ) est donnée.	146
<b>Tableau V.4</b> Assemblages des invertébrés remanieurs et déchiquiteurs dans les six ruisseaux. Les valeurs données pour chaque taxon sont la moyenne et l'erreur standard ( $n=5$ zones de dépôt) des densités déterminées à partir d'échantillons benthiques (remanieurs ; enceintes expérimentales ; exprimés en $\text{ind.m}^{-2}$ ) ou des sacs de litière (déchiquiteurs ; exprimés en $\text{ind.g feuille}^{-1}$ ).	150
<b>Tableau V.5</b> Résultats des régressions linéaires évaluant le contrôle des processus écosystémiques par les invertébrés spécialisés. Le taux de remaniement sédimentaire de surface ( $RSS$ ) a été testé en fonction de la densité et de la richesse des remanieurs et le taux de décomposition des litières ( $k$ ) en fonction de la densité et de la richesse des déchiquiteurs.	152
<b>Tableau VI.1</b> Résumé des conditions expérimentales et des caractéristiques des taxons utilisés.	164
<b>Tableau VI.2</b> Hypothèses d'explication des différences de taux de remaniement sédimentaire de surface entre les quatre taxons utilisés.	172
<b>Tableau VII.1</b> Récapitulatif des modes de remaniement sédimentaire de surface proposés	185



# **Annexes**



## Annexe I : Articles

<b>Article 1</b> : A cost-effective method to quantify biological surface sediment reworking, Hydrobiologia .....	215
<b>Article 2</b> : Forest canopy cover determines invertebrate diversity and ecosystem processing rates in depositional zones of forested headwater streams, Freshwater Biology.....	229



Hydrobiologia  
DOI 10.1007/s10750-013-1497-6

PRIMARY RESEARCH PAPER

## A cost-effective method to quantify biological surface sediment reworking

Eve De Nadaï-Monoury · Antoine Lecerf ·  
Julie Canal · Laëtitia Buisson · Pascal Laffaille ·  
Franck Gilbert

Received: 10 December 2012 / Revised: 27 February 2013 / Accepted: 23 March 2013  
© Springer Science+Business Media Dordrecht 2013

**Abstract** We propose a simple and inexpensive method to determine the rate and pattern of surface sediment reworking by benthic organisms. Unlike many existing methods commonly used in bioturbation studies, which usually require sediment sampling, our approach is fully non-destructive and is well suited for investigating non-cohesive fine sediments in streams and rivers. Optical tracer (e.g. luminophores or coloured sand) disappearance or appearance is assessed through time based on optical quantification of surfaces occupied by tracers. Data are used to calculate surface sediment reworking (SSR)

coefficients depicting bioturbation intensities. Using this method, we evaluated reworking activity of stream organisms (three benthic invertebrates and a fish) in laboratory microcosms mimicking pool habitats or directly in the field within arenas set in depositional zones. Our method was sensitive enough to measure SSR as low as  $0.2 \text{ cm}^2 \text{ day}^{-1}$ , such as triggered by intermediate density ( $774 \text{ m}^{-2}$ ) of *Gammarus fossarum* (Amphipoda) in microcosms. In contrast, complex invertebrate community in the field and a fish (*Barbatula barbatula*) in laboratory microcosms were found to yield to excessively high SSR ( $>60 \text{ cm}^2 \text{ day}^{-1}$ ). Lastly, we suggest that images acquired during experiments can be used for qualitative evaluation of species-specific effects on sediment distribution.

Handling editor: Nuria Bonada

E. De Nadaï-Monoury · A. Lecerf · L. Buisson ·  
F. Gilbert (✉)  
UPS, INP, EcoLab (Laboratoire écologie fonctionnelle et  
environnement), Université de Toulouse, 118 route de  
Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France  
e-mail: franck.gilbert@univ-tlse3.fr

E. De Nadaï-Monoury · A. Lecerf · L. Buisson ·  
F. Gilbert  
CNRS, EcoLab, 31055 Toulouse, France

J. Canal · P. Laffaille  
INP, UPS, EcoLab (Laboratoire écologie fonctionnelle et  
environnement), ENSAT, Université de Toulouse,  
Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet Tolosan,  
France


J. Canal · P. Laffaille  
CNRS, EcoLab, 31326 Castanet Tolosan, France

**Keywords** Bioturbation · Sediment reworking ·  
Optical tracers · Benthic organism · Invertebrates ·  
Fishes

### Introduction

The role of organisms in ecosystem functioning is a central issue in the disciplines of ecology that seek to understand and assess the consequences of biodiversity and environmental changes on ecosystems. Stream ecosystem functioning is most often assessed through rates of transformation and transfer through food webs of carbon and energy by organisms (Palmer & Febria, 2012). Organisms also influence ecosystem

Published online: 04 April 2013

 Springer



functioning through non-trophic effects on benthic habitat properties which, however, remains difficult to quantify (Mermillod-Blondin & Rosenberg, 2006; Marmonier et al., 2012; Statzner, 2012). Bioturbation is defined as the displacements of particles (sediment reworking) and solutes (ventilation) at the surface and below the surface sediment due to faunal activities (Kristensen et al., 2012). Multiple lines of evidence suggest that macrofauna, namely fish, tadpoles, and invertebrates can influence the distribution and properties of fine sediments deposited on stream bottoms (Zanetell & Peckarsky, 1996; Moore, 2006; Creed et al., 2010; Marmonier et al., 2012; Sanpera-Calbet et al., 2012; Statzner, 2012).

Studies on particle bioturbation in lotic ecosystems have primarily sought to determine how and the extent to which benthic organisms and water flow interactively alter the deposition, mobilisation, and longitudinal transport of sediments along stream channels (Statzner, 2012). Benthic organisms, such as burrowers, can also affect vertical sediment distribution and transport in pools and habitats formed behind obstacles (rocks, debris dams) (Mermillod-Blondin & Rosenberg, 2006). Low current velocity and shear stress in these depositional areas allow fine mineral and organic particles to settle and benthic organisms are likely to be the main geomorphic agent. Moreover, in such hotspots of plant litter accumulation and invertebrate production (Huryň & Wallace, 1987; Friberg & Larsen, 1998; Dangles, 2002), bioturbating organisms may also affect ecosystem functioning through indirect effects on particulate organic matter processing (Aller, 1988; Mermillod-Blondin & Rosenberg, 2006; Navel et al., 2012). For instance, the bioturbation activity of invertebrates can uncover buried leaf litter resulting in accelerated litter consumption by invertebrate shredders (Creed et al., 2010).

Fine sediment bioturbation can be quantified using different approaches (see review by Maire et al., 2008). The 1-D (e.g. Sun et al., 1991; Mermillod-Blondin et al., 2004; Schmidt et al., 2007) and 2-D (Gilbert et al. 2003; Solan et al., 2004) tracer methods are the most popular approaches used in field or laboratory studies in soil and marine research. Because these methods are based on sediment coring and slicing prior to vertical tracer quantification, they are mostly applicable to fine cohesive sediments. In addition, they may not be sensitive enough to quantify

sediment reworking activity of small stream organisms which are unlikely to affect sediment redistribution far below the surface. Alternatively, surface imaging techniques have been proposed to assess horizontal animal displacements and activity traces at the sediment surface (e.g. Hollertz & Duchene, 2001; Maire et al., 2007; Dafoe et al., 2011; Robert & Juniper, 2012). Such approaches are only marginally used, however, due to the expensive video/telemetric equipment required and inherent logistic limitations. In the present paper, we present a new method to quantify surface sediment reworking in depositional zones, which combines the simplicity and cost-effectiveness of tracer methods and the versatility and non-destructive nature of surface imaging techniques. It was applied to evaluate sediment reworking activity of a range of stream organisms (three invertebrates and a fish species) in laboratory microcosms mimicking pool habitats or directly in the field within arenas set in streams.

## Materials and methods

### General principles of the method

The method is based on the quantification of surface sediment reworking using inert particulate tracers. We propose to use either fluorescent (luminophores; Partrac Ltd.) or non-fluorescent (dark blue sand purchased from ornamental fish-keeping shop) coloured particles. Tracer size range should be chosen to match the grain size distribution of sediments in experimental units (Table 1). The relative position of the tracer layers and non-tracer particles determines whether appearance or disappearance of tracers is assessed (Fig. 1). Tracer appearance is assessed when the tracer layer is embedded in sediment subsurface whereas quantification of tracer disappearance just requires tracers to be sprinkled on the sediment surface. In both cases, the tracer layer has to be reasonably thin (~2 mm thick) and uniformly distributed over the surface of sediments. The top layer of either tracers (disappearance method) or sediments (appearance method) should not be too thin so as to limit particle displacement due to handling. However, surface sediment reworking cannot be accurately quantified if the thickness of this top layer largely



**Table 1** Experimental setup used to assess surface sediment reworking

Species	Experiment type	Animal density (indiv.m <sup>-2</sup> )	Replicate number	Microcosm type	Experiment duration (d)	Quantification type	Experimental unit area (cm <sup>2</sup> )	Temperature (°C)	Range of sediment size (µm)	Tracer type	Tracer size (µm)
<i>G. fossarum</i>	Lab	774	3	Flat bottom bowl	10	Tracer appearance	452	10	300–800 (80%)	Orange luminophores	300–800
<i>C. boltonii</i> larvae	Lab	66	3	Flat bottom bowl	13	Tracer appearance	452	10	300–800 (80%)	Orange luminophores	300–800
<i>Sericoostoma</i> sp. larvae	Lab	144	6	Flat bottom bowl	10	Tracer disappearance	346	10	300–800 (80%)	Orange luminophores	300–800
<i>B. barbatula</i>	Lab	10	8	Rectangle aquaria	10	Tracer disappearance	1,000	20	1,000–2,000	Dark blue sand	1,000–2,000
<i>Hexatoma</i> sp. larvae	Field	352 ± 229	4	Round enclosure	15	Tracer disappearance	298	14	275–1,900 (90%)	Orange luminophores	300–800
<i>C. boltonii</i> larvae		9 ± 8									
<i>O. albicorne</i> larvae		114 ± 48									
<i>Sericoostoma</i> sp. larvae		17 ± 10									

For the Lampy stream community, only the main putative surface reworking species are indicated with their respective mean density (± SE). For more information about the species, refer to the text

exceeds the maximum depth of animal traces and burrows.

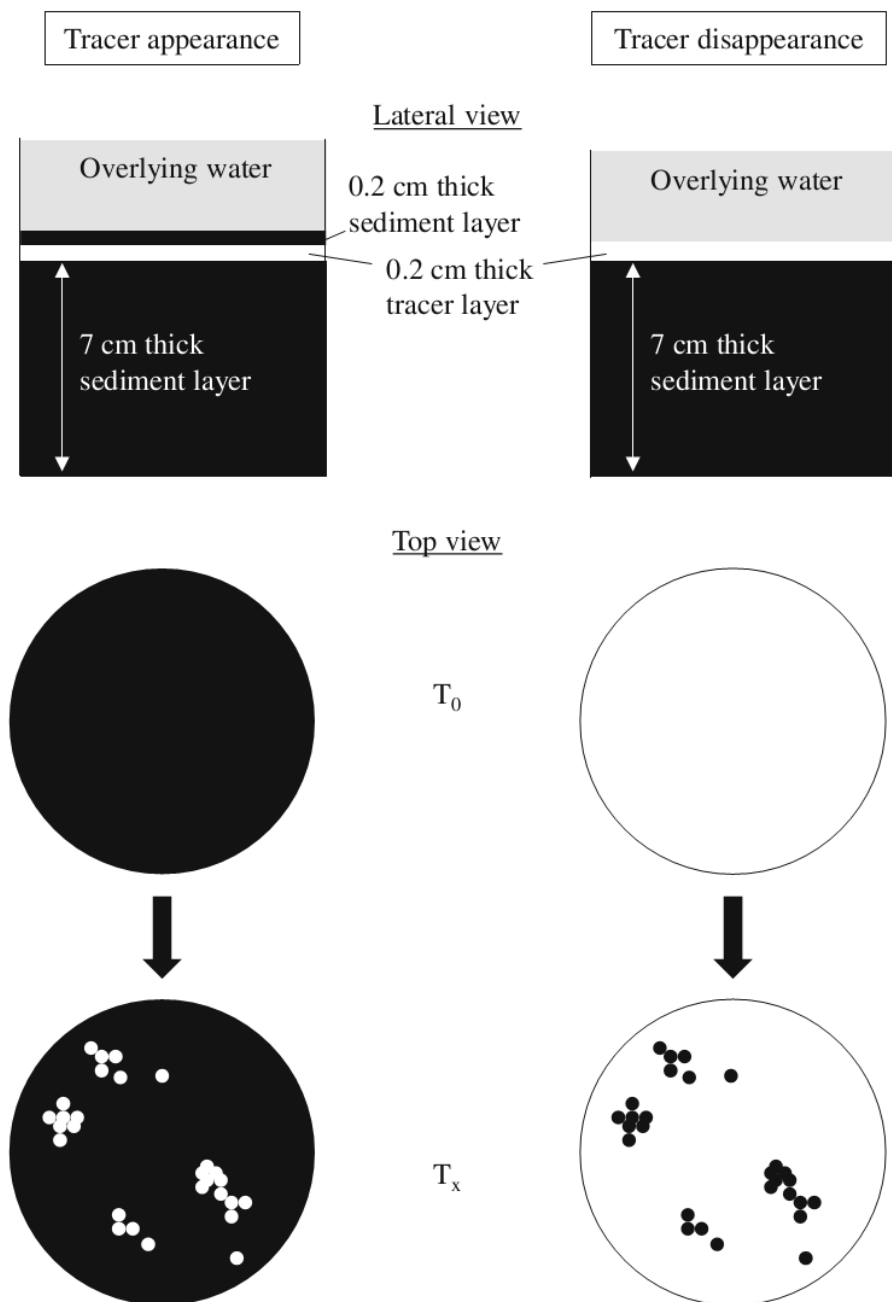
Optical quantification allows determining the surface occupied by tracers at any time. This non-destructive approach causes minimal disturbance to microcosms, allowing repeated measurements over time. In addition, it does not require purchasing expensive or specific equipment. Here, we used a consumer digital camera (Canon EOS 20D) mounted on a tripod which can be moved from one experimental unit to another. Pictures of sediment surface are taken under ambient light when non-fluorescent coloured sand is used. The use of a portable ultra-violet lamp ( $\lambda$ : 365 nm) under dark conditions is required for fluorescent luminophores. Pictures are processed using image analysis software such as Image—Pro Plus (MediaCybernetics, Inc.) or Image J (National Institutes of Health, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>). Image channels are first split into RGB (Red-Green-Blue) or HSV (Hue-Saturation-Value) colour, and the channel best distinguishing between “tracer pixels” and “sediment pixels” is then selected. In our experiments, the red and hue channels were selected for orange luminophores and dark blue sand, respectively. Pre-processed images are then thresholded and binarized to separate the two pixel types. Automatic pixel counts are then performed to estimate the surface occupied by tracers. The remaining area formed by non-tracer particles (sediment) is calculated as the difference between total surface area of microcosms minus surface occupied by tracers. The surface occupied by tracers (appearance quantification) or by sediment particles (disappearance quantification) is assessed over time to determine sediment reworking rate. Values for microcosms with organisms can be corrected by sediment disturbance due to microcosm handling using controls. Rate of surface sediment reworking (SSR, expressed in cm<sup>2</sup> day<sup>-1</sup>) in each microcosm is given by the slope of the least square regression line of surface reworked (cm<sup>2</sup>) against time (days).

## Experimental tests

### Laboratory experiments

We determined surface sediment reworking rate of four taxonomically disparate organisms expected to influence the distribution and reworking of deposited

**Fig. 1** Schematic representation of the principle of the two tracer quantification methods: appearance (*left*) and disappearance (*right*) of tracers. *Lateral views* show the positioning of the different material layers and *top views* at the start ( $T_0$ ) and during experiment ( $T_x$ )



sediments in streams through different ways. The amphipod crustacean *Gammarus fossarum* (Koch, 1835) is an invertebrate (up to 2 cm long) with fast swimming ability. This omnivorous species often occurs at very high densities in streams relying on terrestrial leaf litter as the main energy source. Despite weak burrowing abilities, *G. fossarum* may disturb fine-deposited sediments through the permanent

movement and foraging activity of a large number of individuals. The cased-caddisfly larva *Sericostoma* sp. is a common, 1–2 cm long invertebrate shredder inhabiting depositional zones. It potentially affects fine sediment distribution through its burrowing behaviour and use of sand to build its case. The dragonfly *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) larva is a sit-and-wait predator which buries its body in



the sediment and wait motionless for capturing prey with its extendable jaws. Due to its body size (up to 4 cm long) and frequent change of hunting site, sediment reworking by this species may be considerable. The stone loach (*Barbatula barbatula* L., 1758) is a fish (mean length of individuals used in the present experiment: 10 cm) inhabiting streams with gravel and sandy bottoms. It buries in sediment to hide and feeds by sucking in large amounts of sediment, extracting small benthic invertebrates and releasing the sediment. Invertebrates (*G. fossarum*, *Sericostoma*, and *C. boltonii*) were sieve-collected in depositional zones in low-order forested streams located in the Montagne Noire (South-Western France). The larger individuals available at collection, generally mid-to-late stages, were kept for our experiments. Stone loaches were collected by electrofishing in the Saudrune River (South-Western France).

A week prior experiments, organisms were kept in aquaria containing sediment and water from the sampling sites, in a temperature controlled room under a 12:12 h light regime. Temperature was set close to values encountered in the streams at the time of organism collection (10 °C for invertebrate and 20 °C for the fish; Table 1). Organisms were then placed in microcosms filled with sediment and aerated stream water and supplied with food resources. Laboratory microcosms were flat bottom plastic bowls (24 cm diameter and 15 cm high) for invertebrates, and opaque glass aquaria (40 cm long, 25 cm wide, 25 cm high), for fish. *G. fossarum* and *Sericostoma* were supplied with four alder leaves incubated 5 days in a stream to allow microbial conditioning. *C. boltonii* were supplied with 40 living *G. fossarum* amphipods. *B. barbatula* were supplied with dead *Chironomus* sp. concealed in the sediment. Organism density in microcosms ranged from 66 to 972 indiv.m<sup>-2</sup> for invertebrates and 10 indiv.m<sup>-2</sup> for the fish. These densities were generally higher than natural densities determined at the stream level but were consistent with patch-scale densities often observed at low discharge period. Animal mortality was recorded at the end of each experiment; in addition, invertebrate preys used in the experiment with *C. boltonii* were counted daily.

The bottom of microcosms was filled with a 5- to 7-cm thick layer of sandy substrate (Table 1). For the experiments with invertebrates, dry sand deposited in an oxbow (Garonne River), was sieved on a 2-mm mesh screen and frozen to kill any remaining fauna.

For the experiment with fish, we used commercial white quartz sand (Table 1). A 2-mm layer of tracers (orange luminophores or dark blue sand) were then added either on sediment surface or subsurface (Table 1; Fig. 1). Filtered stream water was dripped into microcosms, avoiding sediment disturbance. Water depth did not exceed 4 cm in invertebrate microcosms and 20 cm in fish microcosms to ensure the diffusion of atmospheric oxygen throughout the water column and thus limit oxygen depletion at sediment surface. Experiments also include three control microcosms, without organisms, to quantify tracer displacements due to handling or gravity. Pictures were taken daily directly above each microcosm under appropriate lightning. Leaves in microcosms with *G. fossarum* and *Sericostoma* (including corresponding controls without animals) were removed cautiously before and replaced right after image capture.

#### Field experiment

A field experiment was performed in a natural stream to assess sediment reworking rate of multispecies assemblages under realistic settings. The Lamy stream (Montagne Noire, South-Western France), a low-order, cold, soft water streams, was chosen for its diverse invertebrate communities and the presence of large depositional zones made of sandy substrates. In summer (i.e. low-flow period), current velocity was negligible (i.e. 5 cm s<sup>-1</sup>) in pools. Larvae of *Hexatoma* (crane fly, Diptera), *C. boltonii* (dragonfly, Odonata), *Odontocerum albicorne* (caddisfly, Tricoptera; Scopoli, 1763) and *Sericostoma* sp. (caddisfly, Tricoptera) were the main putative sediment reworking species (Table 1). A 298 cm<sup>2</sup> surface of each of the four depositional zones selected for this study was confined within an experimental enclosure made of a PVC pipe (20 cm diameter and 30 cm high) set vertically, inserted 7 cm deep into the sediment and secured with iron sticks. A 2 cm high × 20 cm long opening was cut out the pipes and was covered by a 500 µm nylon mesh net to ensure water exchange. Openings were oriented facing downstream; the fine mesh net acting as a shield against excessive inputs of fine sediments and strong water flows which might have occurred after heavy rains. A thin (~2 mm) layer of orange luminophores was added at the beginning of the experiment. Pictures were taken



above each microcosm every 3–4 days. Dark condition required for the use of the UV light was ensured by wrapping a light shade cloth over the microcosm and camera. At the end of the experiment, sediments inside each enclosure were sampled (over 7 cm depth) to sort and identify macrofauna. To control for luminophores' displacement in the absence of fauna, batches of natural sediments from the Lampy streams were returned to the laboratory. After being frozen to kill fauna, the sediment was used to set control microcosms and processed at the laboratory in the same manner as in experiments with invertebrates.

### Statistics

Ordinary least-squares regressions were performed in R (R Development Core Team, 2011) to estimate the rates of surface sediment reworking in all experiments.

### Results

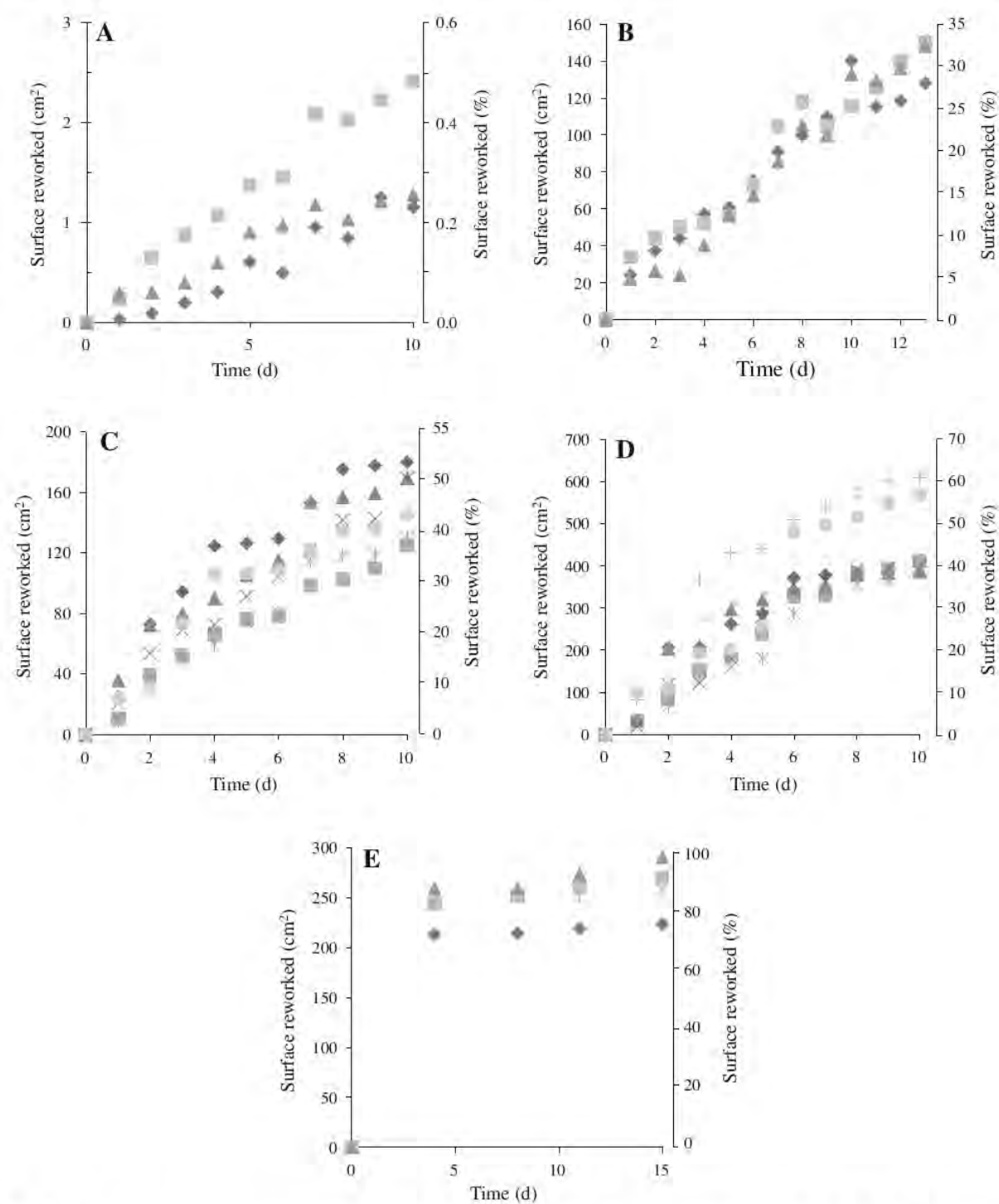
While no sediment reworking occurred in controls without animals throughout the whole experiment (data not shown), disturbances were detected shortly after animals were introduced in microcosms (day 0). After 4 days, mean surface reworked ranged from 0.7 cm<sup>2</sup> (0.1% of the total experiment surface) for *G. fossarum* to 254 cm<sup>2</sup> (25.4%) for *B. barbatula* (Fig. 2). Surface of sediment reworked increased linearly with time and the rate of change gradually declined until ca. 75% of microcosm surface was reworked (Fig. 2). The break in the slope arose at day 6 in the *B. barbatula* experiment (Fig. 2D). In contrast, we found fairly linear increase in surface reworked in microcosms with *G. fossarum* (Fig. 2A), *C. boltonii* (Fig. 2B) and *Sericostoma* (Fig. 2C) throughout experiments. In the experiment with *C. boltonii*, the number of *G. fossarum* declined sharply and no prey remained after 10 days, suggesting that the unchanged sediment reworking measured for the last 3 days of the experiment was only due to dragonfly larvae. In addition, rate of sediment reworking by *G. fossarum* was sufficiently low (Table 2) to assume that bioturbation was determined by *C. boltonii*, not its prey. During the field experiment, a threshold becomes apparent only 4 days after the beginning of the field experiment assessing biological reworking ability of complex communities (240 cm<sup>2</sup>;

85%; Fig. 2E). Surface sediment reworking coefficient was estimated as the slope of the regression line of surface reworked versus days fitted to the initial linear part of each curve (Table 2). High *R*-square values (*R*<sup>2</sup> > 0.78) confirmed the adequacy of the linear regression model. Surface sediment reworking coefficient ranged across >2 orders of magnitude, i.e. from 0.2 to 60 cm<sup>2</sup> day<sup>-1</sup> in the *G. fossarum* and *B. barbatula* experiments, respectively (Table 2). Inter-specific differences in sediment reworking abilities become even more apparent when considering a *per capita* SSR (Table 2).

In addition to difference in rates of sediment reworking, species were also found to differ in terms of surface sediment reworking pattern (Fig. 3). *G. fossarum* (Fig. 3A) and *B. barbatula* (Fig. 3E) disturbed sediment particles in a fairly uniform manner, especially when compared to the patchy sediment disturbances caused by *C. boltonii* (Fig. 3B). *Sericostoma* created reticulated furrow pattern of traces (Fig. 3D). Images of the field experiment suggest that any of the three types of sediment reworking pattern dominate in natural communities consisting of a mixture of different species.

### Discussion

In spite of broad recognition that benthic organisms can influence the displacement, distribution pattern, and properties of sediments in freshwaters, research in this field has been curbed by the intricate interactions between biological and physical processes as well as methodological difficulties (Covich et al., 1999; Mermillod-Blondin & Rosenberg, 2006; Statzner, 2012). The method presented in this paper is likely to be a valuable tool for studying sediment reworking at various scales, from individuals to communities. Specifically, it allows to efficiently assessing the effects of benthic organisms on any type of sediment. In comparison, the “traditional” vertical sediment reworking quantification methods using tracers (e.g. Gerino et al., 1998; Berg et al., 2001; Gilbert et al., 2007), routinely used in marine fine sediment, are based on core sampling and, therefore, become unreliable in non-cohesive, coarse sediments (due to reduced resolution of slicing and vertical movements of tracers during slicing procedure). Shifting focus from deep to surface sediment reworking is also



**Fig. 2** Surface sediment reworked (in cm<sup>2</sup> and percentage of the total surface) against time, given for each experimental unit of five experiments. The different symbols represent replicates. **A** *G. fossarum* (n = 3), **B** *C. boltonii* (n = 3), **C** *Sericostoma* sp.

(n = 6), **D** *B. barbatula* (n = 8) and **E** Lampy stream community (in situ experiment) (n = 4). Details on experimental setup are given in Table 1. Note that scales are not the same



**Table 2** Surface sediment reworking (SSR) coefficient ( $\text{cm}^2 \text{ day}^{-1}$ ) determined as the slope of the regression line of surface reworked ( $\text{cm}^2$ ) versus days

Species or community	SSR ( $\text{cm}^2 \text{ day}^{-1}$ )	Linear trend period (days)	$R^2$ coefficient range	SSR per capita ( $\text{cm}^2 \text{ day}^{-1}$ )
<i>G. fossarum</i>	$0.2 \pm 0.1$	10	0.91–0.98	$6.25 \times 10^{-3}$
<i>C. boltonii</i> larvae	$11.8 \pm 0.3$	13	0.89–0.98	3.93
<i>Sericostoma</i> sp. larvae	$17.1 \pm 2.8$	10	0.78–0.98	3.42
<i>B. barbatula</i>	$63.5 \pm 15.1$	6	0.87 <sup>†</sup> –0.98	63.5
Lampy stream community	$60.0 \pm 4.2$	4	1	NC

Only data along the initial linear portion of curve was kept for calculations. As a single data point for the field experiment met the inclusion criteria, SSR was estimated as the slope of the regression line through the origin and R-square was thus equal to one. Mean SSR values by experiment are given. SE and the range of R-square depict variability across experimental units. *Per capita*, SSR was calculated as the ratio of SSR to animal number in microcosms in laboratory experiments. It was not calculated (NC) for the Lampy stream community

Note Linear regression models were all significant ( $p < 0.001$ , except <sup>†</sup> for which  $p < 0.01$ )

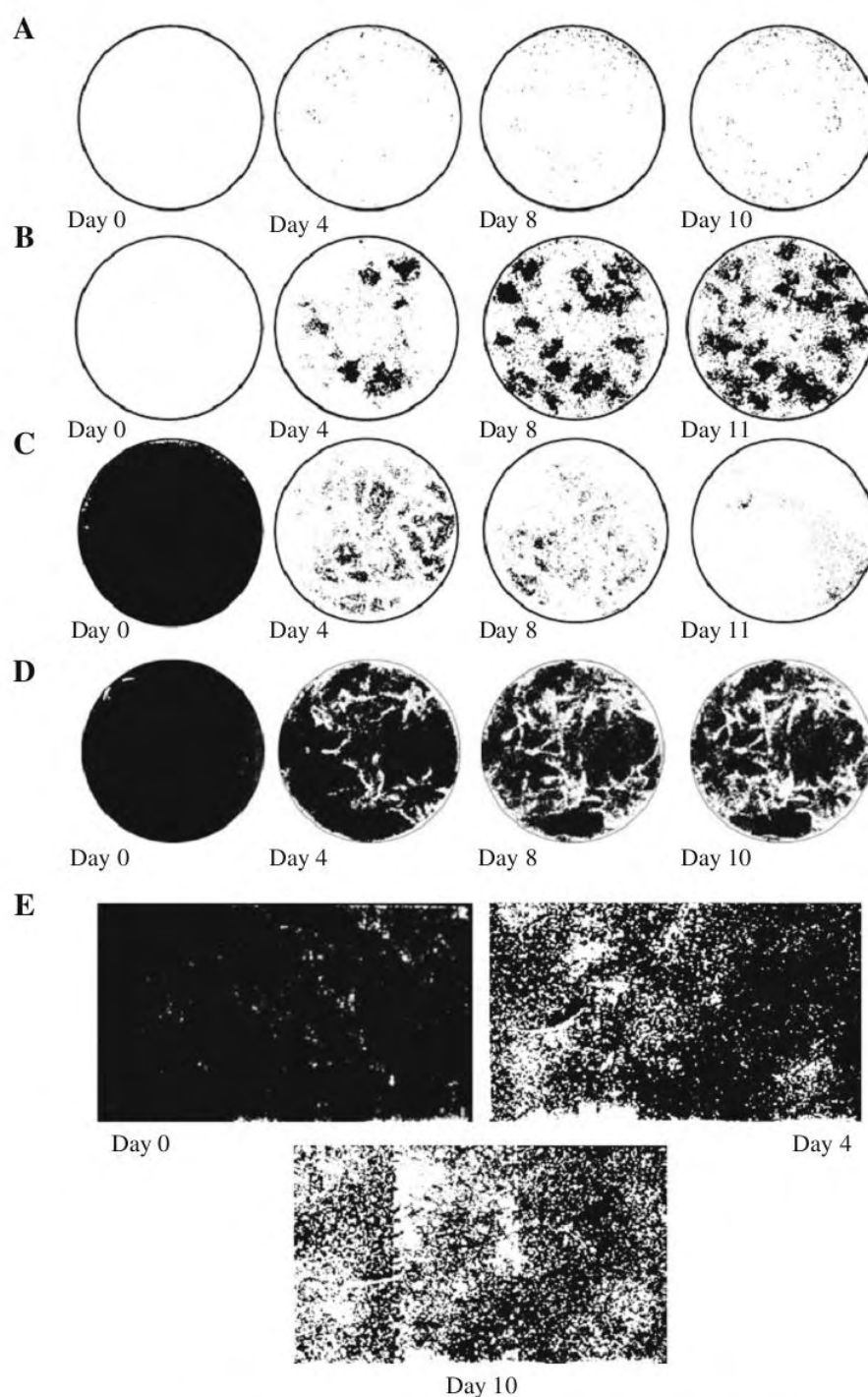
warranted when studying shallow sediment habitats, such as depositional zones in streams which are primarily colonized by epibenthic fauna. As shown in this study, organisms do not need to move deep into the sediments to cause detectable sediment disturbance in streams (Statzner, 2012).

Perhaps the main strength of the method proposed here lies in its simplicity and cost-effectiveness. Coloured sand, a digital camera, and accessories (UV light, tripod) were sufficient to quantify surface sediment disturbances by a range of animals of contrasting body size and behaviour. For instance, *G. fossarum* seems to have by far the weakest surface sediment reworking ability, as each individual disturbed only a few sand grains every day, yet cumulative reworked surface followed a clear linear increase through time. It is worth noting, however, that our study was not designed to assess interspecific variability of sediment reworking rate and difference in experimental conditions (e.g. temperature, tracer size, organisms' density) may also partly explain variations in *per capita* SRR values reported here (Table 2). Detection sensitivity is probably higher when tracers are embedded in the sediment and tracer appearance is measured as in the *G. fossarum* experiment. This is because the appearance of a few tracer particles can be better detected on a dark background (natural sediment) whereas the disappearance of a few tracer particles from a saturated (coloured) background may not be accurately quantified especially due to halo surrounding fluorescent tracers. Nevertheless, both appearance and disappearance quantifications were found to yield convergent estimates for

surface sediment reworking rates in a comparative experiment with amphipods ( $3.44 \pm 0.3$  and  $3.42 \pm 0.2 \text{ cm}^2 \text{ day}^{-1}$  for appearance and disappearance; mean  $\pm$  SD;  $n = 2$ ; data not shown). The choice of methods should also be based on practical considerations. The disappearance method is perhaps the best option for field studies due to its extreme simplicity and the lowest disturbance caused to benthic community compared with the appearance method that requires adding two successive layers of particles (tracers + sand).

Contrary to sophisticated mapping tools (e.g. laser telemeters) restricted to well-controlled environments (e.g. Maire et al., 2007) or to complex and expensive seafloor observatories (Robert & Juniper, 2012), methods using optical tracers can be easily used under field conditions. In addition, to evaluate the ecosystem-level significance of bioturbation, field studies could also be carried out to assess ecosystem health (Palmer & Febria, 2012). There is evidence that sedimentation, water pollution, and human-driven biodiversity loss can affect the rate of sediment reworking (e.g. Mazik & Elliott, 2000; Mulsow et al., 2002; Lagauzère et al., 2009). Our field results indicate that biological activity can sustain high rate of surface sediment reworking in the depositional zones of pristine streams. However, caution is needed when drawing generality from our findings because faunal activity might have been affected by the use of enclosures to isolate study patches. When water flow is negligible, such as in the present study, the use of arenas is recommended because of advantages such as patch delineation and improving dark conditions (necessary to take pictures under UV light).

**Fig. 3** Samples of sediment surface images taken from five experiments. **A** *G. fossarum*, **B** *C. boltonii*, **C** Lamy stream community (in situ experiment), **D** *Sericostoma* sp. and **E** *B. barbatula* experiment. Black pixels represent tracers. Details on experimental setup are given in Table 1



Our method provides only estimation of instantaneous bioturbation rate since the integration of sediment disturbances through time is limited to the initial linear portion of the relationship of surface reworked versus time. In our experimental design (i.e. species

and densities used), surface sediment reworking occurred at a constant rate for roughly 1 week. Above 75% of surface reworked, tracers and sediments become well mixed so that further sediment disturbance cannot be quantified accurately. The occurrence



of such a threshold has important implication for the design of experiments. As illustrated by the lack of initial data (no picture taken between day 0 and day 4) in the field experiment, the time step for image acquisition must not be too large otherwise the initial linear portion cannot be accurately captured. In all studies cases presented here, daily image capture seemed to be the most appropriate time step.

Images acquired during experiments may be used for qualitative evaluation of species-specific effects on sediment distribution. Different disturbance patterns can simply be determined based on visual inspection of pictures (Fig. 3). Such an approach has already been used to define five major categories of reworking organisms in cohesive sediments using vertical reworking quantification (François et al. 2001). Likewise, functional groups may be determined based on surface reworking pattern. Patch-makers are organisms with burrowing abilities, such as *C. boltoni*, generating patches of disturbed sediment. Furrow-makers are typically crawling species which make furrow network into sediment with their own body, case (*Sericostoma*) or shell. Swimmers (*G. fossarum* and *B. barbatula*) are likely to affect sediment surface in a more uniform manner. Before going further into the definition of such groups, this method of quantification has to be used with more species in a range of habitats. Spatial analyses of sediment reworking (e.g. spatial point patterns analyses) could also be performed to gain greater insight into animal behaviour and its relationship with bottom sediment.

**Acknowledgements** Authors are grateful for the help provided by Séverine Jean during fish field experiment. Thanks are also due to the associate editor and anonymous reviewers for their insightful comments which improved the manuscript. This work was supported by the Conseil Régional Midi-Pyrénées in the frame of the Action Interrégionale Aquitaine & Midi-Pyrénées "GAGILAU", by the French ANR programme "ADAPT'EAU" (project ANR-11-CEPL-008), and by the "Biodiversity and Forest Management" programme (project SYLECOL) funded by the French Ministry of Environment. This paper is the Nereis Park contribution number #34.

## References

- Aller, R. C., 1988. Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments: the role of burrow structures. In Blackburn, T. H. & J. Sørensen (eds), Nitrogen Cycling in Marine Environments. Wiley, New-York: 301–338.
- Berg, P., S. Rysgaard, P. Funch & M. K. Sejr, 2001. Effects of bioturbation on solutes and solids in marine sediments. *Aquatic Microbiology Ecology* 26: 81–94.
- Covich, A. P., M. A. Palmer & T. A. Crowl, 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *BioScience* 49: 119–127.
- Creed, R. P., A. Taylor & J. R. Pflaum, 2010. Bioturbation by a dominant detritivore in a headwater stream: litter excavation and effects on community structure. *Oikos* 119: 1870–1876.
- Dafoe, L. T., A. L. Rygh, B. Yang, M. K. Gingras & G. Pemberton, 2011. A new technique for assessing tubificid burrowing activities, and recognition of biogenic grading formed by these oligochaetes. *Palaios* 26: 66–80.
- Dangles, O., 2002. Aggregation of shredder invertebrates associated with benthic detrital pools in seven headwater forested streams. *Verhandlungen – Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 28: 1–4.
- François, F., J.-C. Poggiale, J.-P. Durbec & G. Stora, 2001. A new model of bioturbation for a functional approach to sediment reworking resulting from macrobenthic communities. In Aller J. Y., S. A. Woodin, R. C. Aller (eds), *Organism-Sediment Interactions*, Vol. 21. University of South Carolina, The Belle W. Baruch Library in Marine Science, Columbia: 73–86.
- Friberg, N. & S. E. Larsen, 1998. Microhabitat selection by stream invertebrates: importance of detritus aggregations. *Verhandlungen - Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 26: 1016–1020.
- Gerino, M., R. C. Aller, C. Lee, J. K. Cochran, J. Y. Aller, M. A. Green & D. Hirschberg, 1998. Comparison of different tracers and methods used to quantify bioturbation during a spring bloom: 234-Thorium, luminophores and Chlorophyll a. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46: 531–547.
- Gilbert, F., S. Hulth, N. Strömberg, K. Ringdahl & J.-C. Poggiale, 2003. 2-D optical quantification of particle reworking activities in surface marine sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285(286): 251–263.
- Gilbert, F., S. Hulth, V. Grossi, J.-C. Poggiale, G. Desrosiers, R. Rosenberg, M. Gerino, F. François-Carcaillet, E. Michaud & G. Stora, 2007. Sediment reworking by marine benthic species from the Gullmar Fjord (Western Sweden): importance of faunal biovolume. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 348: 133–144.
- Hollertz, K. & J. C. Duchene, 2001. Burrowing behaviour and sediment reworking in the heart urchin *Brissopsis lyrifera* Forbes (Spatangoida). *Marine Biology* 139: 951–957.
- Hury, A. D. & J. B. Wallace, 1987. Local morphology as a determinant of macrofaunal production in a mountain stream. *Ecology* 68: 1932–1942.
- Kristensen, E., G. Penha-Lopes, M. Delefosse, T. Valdemarsen, C. O. Quintana & G. T. Banta, 2012. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series* 446: 285–302.
- Lagauzère, S., P. Boyer, G. Stora & J. M. Bonzom, 2009. Effects of uranium-contaminated sediments on the bioturbation activity of *Chironomus riparius* larvae (Insecta, Diptera) and Tubifex tubifex worms (Annelida, Tubificidae). *Chemosphere* 76: 324–334.

- Maire, O., J. C. Duchene, L. Bigot & A. Gremare, 2007. Linking feeding activity and sediment reworking in the deposit-feeding bivalve *Abra ovata* with image analysis, laser telemetry and luminophore tracers. *Marine Ecology Progress Series* 351: 139–150.
- Maire, O., P. Lecroart, F. J. R. Meysman, R. Rosenberg, J. C. Duchene & A. Gremare, 2008. Methods of sediment reworking assessment in bioturbation research: a review. *Aquatic Biology* 2: 219–238.
- Marmonier, P., G. Archambaud, N. Belaidi, N. Bougon, P. Breil, E. Chauvet, C. Claret, J. Cornut, T. Datry, M.-J. Dole-Olivier, B. Dumont, N. Flipo, A. Foulquier, M. Gérino, A. Guilpart, F. Julien, C. Maazouzi, D. Martin, F. Mermillod-Blondin, B. Montuelle, P. Namour, S. Navel, D. Ombredane, T. Pelte, C. Piscart, M. Pusch, S. Stroffek, A. Robertson, J.-M. Sanchez-Pérez, S. Sauvage, A. Taleb, M. Wantzen & P. Vervier, 2012. The role of organisms in hyporheic processes: gaps in current knowledge, needs for future research and applications. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 48: 253–266.
- Mazik, K. & M. Elliott, 2000. The effects of chemical pollution on the bioturbation potential of estuarine intertidal mudflats. *Helgoland Marine Research* 54: 99–109.
- Mermillod-Blondin, F. & R. Rosenberg, 2006. Ecosystem engineering: the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats. *Aquatic Sciences* 68: 434–442.
- Mermillod-Blondin, F., R. Rosenberg, F. François-Carcaillet, K. Norling & L. Mauclaire, 2004. Influence of bioturbation by three benthic infaunal species on microbial communities and biogeochemical processes in marine sediment. *Aquatic Microbial Ecology* 36: 271–284.
- Moore, J. W., 2006. Animal ecosystem engineers in streams. *BioScience* 56: 237–246.
- Mulsow, S., P. F. Landrum & J. A. Robbins, 2002. Biological mixing responses to sublethal concentrations of DDT in sediments by *Heteromastus filiformis* using a  $^{137}\text{Cs}$  marker layer technique. *Marine Ecology Progress Series* 239: 181–191.
- Navel, S., F. Mermillod-Blondin, B. Montuelle, E. Chauvet & P. Marmonier, 2012. Sedimentary context controls the influence of ecosystem engineering by bioturbators on microbial processes in river sediments. *Oikos* 121: 1134–1144.
- Palmer, M. A. & C. A. Febria, 2012. The heartbeat of ecosystems. *Science* 336: 1393–1394.
- R Development Core Team, 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Robert, K. & S. K. Juniper, 2012. Surface-sediment bioturbation quantified with cameras on the NEPTUNE Canada cabled observatory. *Marine Ecology Progress Series* 453: 137–149.
- Sanpera-Calbet, I., E. Chauvet & J. Richardson, 2012. Fine sediment on leaves: shredder removal of sediment does not enhance fungal colonisation. *Aquatic Sciences* 74: 527–538.
- Schmidt, S., J. M. Jouanneau, O. Weber, P. Lecroart, O. Radakovitch, F. Gilbert & D. Jezequel, 2007. Sedimentary processes in the Thau Lagoon (South France): from seasonal to century time scales. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 534–542.
- Solan, M., B. D. Wigham, I. R. Hudson, R. Kennedy, C. H. Coulon, K. Norling, H. C. Nilsson & R. Rosenberg, 2004. In situ quantification of bioturbation using time-lapse fluorescent sediment profile imaging (f-SPI), luminophore tracers and model simulation. *Marine Ecology Progress Series* 271: 1–12.
- Statzner, B., 2012. Geomorphological implications of engineering bed sediments by lotic animals. *Geomorphology* 157: 49–65.
- Sun, M.-Y., R. C. Aller & C. Lee, 1991. Early diagenesis of chlorophyll-a in Long Island Sound sediments: a measure of carbon flux and particle reworking. *Journal of Marine Research* 49: 379–401.
- Zanetell, B. A. & B. L. Peckarsky, 1996. Stoneflies as ecological engineers—hungry predators reduce fine sediments in stream beds. *Freshwater Biology* 36: 569–577.





Forest canopy cover determines invertebrate diversity and ecosystem processing rates in depositional zones of forested headwater streams

Eve De Nadaï-Monoury a,b, Franck Gilbert a,b, Antoine Lecerf a,b\*

a Université de Toulouse ; INP, UPS; EcoLab (Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement) ; 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France

b CNRS ; EcoLab ; 31062 Toulouse, France

\*Corresponding author: eve.de-nadai-monoury@univ-tlse3.fr

Keywords: benthic invertebrates, bioturbation, forest management, functional indicators, litter breakdown, riparian forest canopy, sediment reworking

## 25 SUMMARY

26 1. Running waters are closely connected to land through regulation of solar energy and inputs  
27 of allochthonous organic matter, sediments, and nutrients from upland areas and riparian  
28 zones. Ecological linkages between forest and headwater streams have been evidenced by  
29 previous studies, which have primarily focused on pattern and processes in erosional habitats,  
30 typically riffles. Depositional zones trap large amounts of sediments and particulate organic  
31 matter, suggesting that these habitats are relevant to examine forest-stream linkages.

32 2. We studied the benthic invertebrate community and two key ecological processes, surface  
33 sediment reworking and leaf litter breakdown, in the depositional zones of streams bordered  
34 by contrasting riparian vegetation. We compared three stream reaches bordered by open  
35 canopy forest regenerating after recent clearcut logging with three stream reaches bordered by  
36 older forests which were beyond the phase of canopy closure. We also assessed whether, and  
37 the extent to which, forest canopy cover determined abiotic factors at the reach-scale (water  
38 characteristics) and patch-scale (sediment properties).

39 3. Depositional zones were colonised by a taxonomically and functionally diverse invertebrate  
40 community including efficient sediment reworkers and specialised shredders. Higher diversity  
41 was found in open canopy streams than in closed canopy streams despite similarities in  
42 habitat morphology and sediment properties.

43 4. Water temperature and sediment reworking rate were higher in open canopy forest than in  
44 closed canopy forest during this study. As degree-day adjusted rates of sediment reworking  
45 did not differ between forest types any longer, temperature was probably a key factor that  
46 linked forest canopy cover to stream depositional zones. The rates of leaf litter breakdown  
47 varied sometimes substantially between streams but no consistent forest effect was detected.

48 5. Temperature-adjusted rates of surface sediment reworking and litter breakdown were  
49 positively correlated with the density of invertebrate reworkers and shredders, respectively.  
50 Congruent variation in these two ecological processes was found across depositional zones in  
51 closed canopy forest but not in open canopy forest.

52 6. This study on depositional zones provides compelling evidence of the strong linkage  
53 between forest and headwater streams. By moderating stream summer temperature, riparian  
54 canopy cover has the potential to affect invertebrate metabolic rates and, indirectly, the  
55 intensity of surface sediment reworking. However other factors, such as the quality and

diversity of basal trophic resources, may explain invertebrate diversity pattern across streams and the congruence of litter breakdown and sediment bioturbation in closed canopy forest.

## Introduction

Stream ecologists have long recognised the powerful influence of land on aquatic ecosystems (e.g. Cummins, 1974). The River Continuum Concept (RCC), a pivotal theory in stream ecology for the last three decades, proposes that channel morphology and riparian vegetation concomitantly determine the structural and functional attributes of lotic communities along river networks (Vannote et al., 1980). In low-order headwater streams, riparian forest canopy regulates water temperature (Moore, Spittlehouse & Story, 2005) and instream primary production (Kiffney, Richardson & Bull, 2004) through light interception, and provides allochthonous organic matter used as food and habitat by aquatic consumers (Bilby & Likens, 1980; Wallace et al., 1997). Forest also controls stream hydrology, water chemistry, channel morphology, and substrate particle size (Naiman & Decamps, 1997). Thus, by affecting habitat features and trophic resources, changes in forest age, canopy structure and plant communities have the potential to affect substantially the structure of stream communities and the functional role they play in ecosystems (e.g. Stout, Benfield & Webster, 1993; Stone & Wallace, 1998; Lecerf, 2005).

Based on the RCC, it would be expected that the local influence of riparian forest on streams ecosystems would decrease as we move downstream to wider channels. Empirical evidence further indicates that the strength of forest-stream linkages may also depend on the type of habitat in headwater streams. In the “Coweeta litter exclusion experiment”, a strong treatment effect was found for invertebrate assemblages in mixed substrates but not in moss-covered bedrock (Wallace et al., 1997). Likewise, Stone & Wallace (1998) found that, compared to bedrock, riffles and depositional areas are more relevant habitat types to assess long-term effects of forest disturbance and successional changes on stream invertebrates. By determining the storage and export of allochthonous organic matter and sediments and by acting as a filter on species traits, local geomorphic and hydraulic factors may indirectly alter the sensitivity of benthic communities to riparian vegetation changes. However, because streambed erosion and sediment transport dominate geomorphic processes in low order headwater streams, knowledge of forest-stream linkages has relied primarily on empirical data from samples taken in erosional habitats such as riffles. Little effort has been made to

examine how riparian forest influences benthic invertebrate communities in depositional zones characterised by low shear stress, the dominance of fine substrate, and a high standing stock of particulate organic matter (Metzler & Smock, 1990).

Depositional zones contribute to stream biodiversity by hosting specialised invertebrate taxa such as burrowers and shredders (Wagner, 1991; Lloyd & Ormerod, 1992; Dangles, 2002a) and by offering refuges to rheophilic invertebrates during spates (Lancaster & Hildrew, 1993). Stream invertebrates drive many key ecosystem-level processes (Covich, Palmer & Cowl, 1999; Wallace & Hutchens, 2000). Studies on leaf litter breakdown have shed light on the major contribution of shredders to the conversion of leaf litter into finer particles and biomass (Graça, 2001). Leaf consumption by shredders can account for more than 50% of leaf mass loss (Hieber & Gessner, 2002) and some investigators have reported that depositional zones are hotspots of leaf breakdown when the density of efficient shredders peaks (Kobayashi & Kagaya, 2005). Benthic fauna are also geomorphic agent in these habitats due to low current velocity outside flood events, fine sediment size, and the high abundance of invertebrates with strong affinity for interstitial habitats and/or with burrowing abilities (Moore, 2006). Invertebrates can induce substantial displacements of particles (sediment reworking) and solutes (ventilation) at the surface and within sediments (Mermillod-Blondin & Rosenberg, 2006; Kristensen et al., 2012). Particle bioturbation have been shown to indirectly influences benthic community structure, and the rates of carbon and nutrient flows and transformation in ecosystems (Mermillod-Blondin et al., 2003; Covich et al., 2004; Creed, Taylor & Pflaum, 2010; Mermillod-Blondin, 2011; Statzner, 2012).

Sediment bioturbation and litter breakdown are potentially complementary functions in stream ecosystems and a positive relationship is expected with the rates of these processes. This may arise when shredders are also capable of sediment reworking. In a previous study, Creed et al. (2010) reported that the excavation behaviour of the limnephilids *Pycnopsyche gentilis* increases substantially the breakdown of buried leaf litter in sand. Moreover, bioturbation can promote the conditioning and mineralisation of leaf litter by microbial decomposers through enhanced nutrient transfer from sediment to leaf litter (Mermillod-Blondin, 2011; Hunting et al., 2012). Conversely, many invertebrate reworkers in forested streams meet their energy need by the consumption of leaf litter, litter-derived FPOM, or shredders (Wallace et al., 1997). Sediment reworking rate should therefore be limited by the rate at which energy is released from leaf litter.

Sediment reworking is not easy to quantify in lotic ecosystems, explaining why its ecological importance and regulating factors are still not well defined (Statzner, 2012). In a recent paper, we introduced a procedure to assess the rate of surface sediment reworking by benthic fauna in the shallow and noncohesive sediments of stream depositional zones (De Nadaï-Monoury et al., 2013). This method is based on optical quantification of the area covered by tracers added to bottom sediments. It can be applied in situ to examine the biotic (e.g. density, diversity and community structure of benthic invertebrates) and abiotic (e.g. temperature, sediment properties) controlling sediment bioturbation in ecosystems (Ouellette et al., 2004; Duport et al., 2006; Statzner, 2012).

This study attempts to take a fresh approach to improving knowledge on forest-stream linkages by focusing on patterns and processes in depositional zones in forests of contrasting age and riparian canopy cover. Specifically, we compared closed canopy forest streams with reaches of streams running through younger forests set by recent clearcut harvesting. We expected invertebrate community to differ between stream categories due to a forest effect on stream habitat features. Warmer water in open canopy streams than in closed canopy streams may result in faster sediment reworking and leaf litter breakdown. However, as process rates are also potentially influenced by invertebrate abundance and diversity, this prediction would not hold true notably if open canopy streams are colonised by least efficient reworkers and/or shredders. Lastly, our data was used to assess the hypothesis that rates of sediment reworking and litter breakdown are congruent.

## Materials and Methods

### *Study streams*

This study was carried out in the Montagne Noire, a midland forested area drained by a dense network of headwater streams about 50 km east of Toulouse, South-Western France (43°33' N, 1°29'E). Three stream reaches running through open canopy forest (OCF) were compared with three paired control streams bordered exclusively by closed canopy (>30 year old) broadleaf forests (CCF) (Table 1). OCF resulted from recent (ca. 5 year-old) clearcut harvesting in both upland and riparian areas on both sides of the stream reaches. Stream length affected by logging ranged from 250-550 m. Harvesting operations were carried out to limit both streambed destruction by harvesting machines and fine sediment transported by surface water. Since no reserves were left along either side of the streams, riparian canopy

above OCF streams was thus made of early-successional vegetation, i.e. herbaceous vegetation, young trees (*Salix* spp., *Populus* spp., *Fraxinus* sp., *Alnus glutinosa*), coppices (*Corylus avellana*) and understory (*Rubus* spp.). Our survey was specifically carried out along a 50-m reach taken on the lower third section of logged reaches. Each OCF reach was paired with an adjacent stream with similar chemical and physical attributes but running exclusively through closed canopy forest (CCF). CCF reaches were heavily shaded predominantly by beech (*Fagus sylvatica*) and oak (*Quercus* spp.) (Lecerf et al., 2005).

#### *Water chemistry and temperature*

Water chemistry was determined on five occasions in 2011. Specific conductivity (expressed in  $\mu\text{S cm}^{-1}$  at  $25^{\circ}\text{C}$ ) and pH were measured in the field using multi-parameter probes (Multi 340i, WTW). Filtered (Whatman GF/F glass fiber filter) water samples were returned to the laboratory for determination of nitrate (liquid chromatography, Dionex®), soluble reactive phosphorus (automated continuous-flow colorimetric analyser, ALPKEM) and dissolved organic carbon (DOC analyser TOC 5000, Shimadzu) concentrations. Throughout the sediment reworking and litter breakdown experiments, water temperature was recorded every 30 minutes using HOBO Pendant® data loggers.

#### *Habitat description*

Five depositional zones were selected along each of the three OCF and three CCF streams. Depositional zones were benthic habitat patches larger than  $0.04 \text{ m}^2$  composed primarily of fine-grain sediments (typically sands) and characterized by virtually imperceptible flow (typically  $< 0.05 \text{ m s}^{-1}$ ) outside flood events. The canopy openness over depositional zones, their morphology (total area, mean water depth), and sediment characteristics (granulometry, and the organic matter and chlorophyll-a contents) were determined at the end of the study, in July 2011. Canopy openness was quantified from hemispherical digital images taken from depositional zones using a digital camera equipped with a SIGMA 4.5mm F2.8 EX DC circular fisheye lens (Lecerf et al., 2012). Gap Light Analyser v2 (<http://www.ecostudies.org/gla/>) software was used to assess percentage gap area over a zenith angle range of  $0\text{--}45^{\circ}$ . In each depositional zone, three sediment core samples were collected using a 5-cm long and 14-cm diameter piece of PVC pipe. Sediment grain size

distribution was determined following Wentworth (1922): 0-62.5µm = “silt”, 62.5-125µm = “very fine”, 125-250µm = “fine”, 250-500µm = “medium”, 500-1000µm = “coarse”, >1000 µm = “very coarse”. Sediments were first passed through a 1 mm mesh sieve and the sizes of both fractions were quantified on a volumetric basis. The <1mm fraction was analysed using a laser diffraction particle size analyser (Master sizer 2000, Malvern). Organic matter content in sediment samples was determined in the laboratory using the loss-on-ignition method (550°C for 6h). The cover of a 55-mm Petri dish was used for sampling surface sediment (71.2 cm<sup>2</sup>, 1cm deep) that were later analysed for chlorophyll-a content with a spectrophotometric method after freeze-drying and pigment extraction in 90% acetone (Steinman, Lamberti & Leavitt, 2006).

#### *Surface sediment reworking*

The rate of surface sediment reworking in depositional zones was determined using inert particulate fluorescent tracers (luminophores; Partrac Ltd) added onto the stream bottom following the method by (De Nadaï-Monoury et al., 2013). Tracer size range (300-800 µm) was chosen to match the grain size distribution of natural sediments. A fraction (283.5 cm<sup>2</sup>; 1-70%) of the area covered by each depositional zone (n = 30) was isolated from the rest of the stream using a PVC pipe (20-cm outer diameter and 30-cm length) set upright and inserted ca. 7 cm deep into the sediment. The top of the pipes was 10-15 cm above the water level so as to prevent overflow and to facilitate digital image capture. A large opening (21 cm long, 3.5 cm height) covered by a 250µm nylon mesh net was made at mid height of the submerged part of the pipes to ensure water renewal while limiting macrofauna exchange. These arenas were secured by iron stakes driven into the stream bottom.

Surface sediment reworking was quantified as the rate at which luminophores disappeared from the sediment surface assuming that tracers undergo the same fauna-induced movements as sediment particles. Results from a laboratory microcosm experiments indicated that, in the absence of fauna, tracer disappearance from the sediment surface was negligible. Although this assumption might not be fully verified under natural conditions, bioturbation determination was conducted at low flow condition under which the contribution of physical forces to particle displacement was minimal. A thin (~2 mm) and uniform layer of orange luminophores was added into arenas at the beginning of the experiment and the surface occupied by optical tracers was determined on days 0, 4, 8, 11 and 15 from digital pictures

(De Nadaï-Monoury et al., 2013). Pictures were taken under ultra-violet light ( $\lambda$ : 365 nm) using an 8.2 Mpixel digital camera (Canon EOS 20D) mounted on a tripod which was moved easily from one experimental unit to another. The dark conditions required for the use of portable UV light were ensured by wrapping an opaque cloth over the microcosm and camera. Image-Pro Plus (MediaCybernetics, Inc) was used to quantify the areas occupied by luminophores and stream sediments after extraction of the red channel and thresholding of each picture.

At the end of this experiment, the sediments and associated fauna within the arena were sampled to a depth of 10 cm and the organic fraction composed of particulate organic matter and macroinvertebrates was elutriated and preserved in 90% ethanol. In the laboratory, invertebrates were counted and identified to the lowest practicable levels under a dissecting microscope. Invertebrates with strong sediment reworking abilities (burrowers or crawlers with interstitial habits) were distinguished from others (small size adult <10mm with low mobility and/or weak association with fine sediments) based on functional traits (Tachet et al., 2010). Putative sediment reworkers in our streams were *Ephemera* sp., *Odontocerum albicorne*, *Sericostoma* sp., *Cordulegaster* sp., *Sialis* sp., *Dicranota* sp., *Hexatoma* sp., *Glossiphonia* sp. and *Bivalvia*. Although Chironomidae have a potentially strong affinity to interstitial habitats and were numerically dominant in benthic samples, they were not assigned to the group of reworkers due to a size too small (< 2mm) to be able to move sand grains and tracer particles in this study (De Nadaï-Monoury, pers. obs.).

#### *Litter breakdown*

A leaf litter breakdown experiment was conducted in parallel to the sediment reworking experiment. We constructed 10-mm plastic mesh bags filled with 5 grams ( $\pm 0.01$ g) of air-dried alder leaves of alder (*Alnus glutinosa*) collected at abscission. Litter bags, one per depositional zone ( $n = 30$ ), were deployed in the stream sites at the beginning of the sediment reworking experiment and recovered 15 days later. Litter bags were stored individually in plastic zip-lock bags and kept at stream temperature until processing. In the laboratory, the leaves were rinsed with tap water to remove sediment and dried at 60°C for 72h. Remaining leaf material was weighed to the nearest 0.01g. Leaf mass remaining in the bags was expressed as the ratio of final to initial litter dry mass corrected for mass loss due to handling determined using five extra litter bags.



Leaf-colonising invertebrates were collected onto a 500 µm mesh sieve and preserved in 90% ethanol. After counting and identification, the invertebrates were assigned to shredder and non-shredder groups based on the literature (Tachet et al., 2010).

### *Statistical analyses*

Habitat features determined on each depositional zone (zone area, water depth, organic matter content, chlorophyll-a content, and the relative contributions of each sediment size class) were summarised using normalized Principal Component Analysis (PCA). Variable weights were set to give equal importance to sediment granulometry determined based on six classes (weights = 1/6) and to other habitat attributes each based on a single descriptor (weights = 1).

The fraction of surface area occupied by tracers declined exponentially throughout the surface sediment reworking experiment. The slope of the linear regression of the ln-transformed fraction of area occupied by tracers versus time (days) with the intercept forced to ln (1) was used to estimate surface sediment reworking rate (SSR) in each depositional zone. R-square values ranged from 0.77 to 0.87, indicating good model fit across all depositional zones. The breakdown rate of alder litter was calculated as follows:  $k = -\ln(R)/t$ , where R is the fraction of litter mass remaining at bag retrieval and t the incubation time (=15 days). Temperature-corrected rates for both processes (SSR and k) were also calculated by replacing days by degree-days (sum of mean daily temperature over time) in equations.

The diversity and composition of the invertebrate community in depositional zones were assessed based on benthic fauna taken from each arena at the end of the sediment reworking experiment. Invertebrate diversity was assessed as: taxon richness (S) and Pielou's evenness index (J) (Magurran, 2004). Taxon richness was corrected for differences in invertebrate abundance across samples using the rarefaction method (Magurran, 2004). Multidimensional scaling was used to assess community structure based on the Bray-Curtis dissimilarity index. Assemblages of sediment reworkers and shredders were examined from arena and litter bag samples, respectively.

Wilcoxon tests were conducted on data paired by sampling date to test for differences in water chemistry parameters (n = 5) and mean daily temperature (n = 15) between OCF and CCF streams within each pair. The effect of the forest type on habitat characteristics, benthic

invertebrate community and rates of functional processes were assessed using linear mixed effect models (LMM). “Stream” was considered as a random factor to take into account the nested structure of our sampling plan (5 depositional zones within each stream). We also used linear regression and Pearson correlation to examine relationships between selected response variables. Statistics were performed with the libraries base, ade4 (Dray & Dufour, 2007), vegan (Oksanen et al., 2012) and nlme (Pinheiro et al., 2011) in R software (R Development Core Team, 2011).

## Results

### *Habitat characteristics*

Riparian canopy openness ranged from 3.5-12.4% at CCF streams and 38.4-45.2% at OCF streams. Stream water had circumneutral pH (6.9 -7.9) and low conductivity (40.2 – 116.5  $\mu\text{S.cm}^{-1}$ ). OCF streams had significantly higher water temperature and lower nitrate concentration than CCF streams (Wilcoxon paired tests,  $P < 0.001$ ; Table 1). In contrast, forest type did not affect the concentrations of dissolved phosphorus (1.22-8.14  $\mu\text{gP L}^{-1}$ ) or dissolved organic carbon (677-3713  $\mu\text{gC L}^{-1}$ ).

A PCA on the abiotic characteristics of depositional zones condensed 60.2% of the information into the two first axes (Fig. 1). The first axis represents a gradient of shear stress as we move from negative to positive scores. The organic matter and chlorophyll-a contents of sediments increased as substrate grain size decreased (Fig. 1a). The second axis corresponded to a gradient of habitat volume determined by the depth and area of the depositional zones (Fig. 1a). The ordination map of depositional zones and the projection of mean scores by streams highlighted differences among the three stream pairs. Depositional zones in P2 streams had finer sediments and higher organic matter content than in other stream pairs (Fig 1b; Table 2). PCA axis 1 did not discriminate CCF and OCF streams (LMM of axis 1 score:  $F_{1,26} = 0.54$ ,  $P = 0.469$ ). PCA axis 2 showed that depositional zones were on average larger and deeper in CCF than OCF streams within pairs 1 and 3 (Fig 1b; Table 2). However, as this trend was not observed in stream pair 2 and it was largely due to two influential points with the lowest PCA axis 2 scores in stream pairs 1 and 3, there was no significant difference between CCF and OCF streams overall (LMM of axis 2 scores:  $F_{1,26} = 3.52$ ,  $P = 0.071$ ; Fig.1b).

309

310 *Macroinvertebrates*

311       The diversity of benthic macroinvertebrates (i.e. in arenas) was always greater in OCF  
312 than CCF streams (Fig. 2). Differences in taxonomic richness were substantial (+1 to 4 taxa in  
313 OCF streams; Fig. 2a; LMM:  $F_{1,26} = 1.32$ ,  $P = 0.001$ ). Evenness was significantly higher in  
314 OCF communities compared with CCF communities (Fig. 2b, LMM,  $F_{1,26} = 8.65$ ,  $P =$   
315  $0.007$ ). Forest type also determined community structure and composition but the direction of  
316 the shift between CCF and OCF communities differed among pairs on the ordination plane  
317 (Fig. 3). This context-dependent effect of forest type was particularly evident in the functional  
318 groups of sediment reworkers and shredders (Table 3). None of the ten reworker taxa showed  
319 consistent directional difference between CCF and OCF streams. For instance, *Sericostoma*  
320 (*Trichoptera*) was twice as abundant in OCF as in CCF streams of P1 and P3 whereas no such  
321 large difference was observed for P2. Moreover, total reworker density was higher in OCF  
322 streams compared to CCF streams of P2 and P3 whereas it was lower in the CCF than the  
323 OCF streams of P1 (Table 3). Two (*Potamophylax* and *Sericostoma*, *Trichoptera*) of the six  
324 invertebrate shredders collected in leaf bags were more abundant in OCF than CCF streams  
325 across all pairs. Forest effect on other shredders was variable. *Gammarus* (*Amphipoda*) was  
326 restricted to the CCF streams of P1 and P2 but was present at extremely high abundance in  
327 the OCF stream of P3 (Table 3). Total shredder density in litter bags was not statistically  
328 different between forest types (LMM:  $F_{1,26} = 0.22$ ,  $P = 0.642$ ).

329

330 *Ecosystem processes*

331       Surface sediment reworking rate (SSR) ranged from 0.2 to 0.5 day<sup>-1</sup>. It was  
332 significantly higher in OCF than CCF streams (LMM,  $F_{1,26} = 7.72$ ,  $P = 0.010$ ; Fig. 4a).  
333 However, after degree-day correction, the difference in SSR between forest types was no  
334 longer significant (LMM,  $F_{1,26} = 1.87$ ,  $P = 0.183$ ). Forest type effect on SSR was smallest in  
335 P2 (Fig 4a,b). Litter breakdown rate varied widely among streams (0.09-0.35 day<sup>-1</sup>; Fig. 4c,d)  
336 and differences between CCF and OCF streams were inconsistent across the three pairs  
337 (LMM on  $k$  in day<sup>-1</sup>:  $F_{1,26} = 3.55$ ,  $P = 0.071$ ; in degree-days<sup>-1</sup>:  $F_{1,26} = 2.09$ ,  $P = 0.160$ ).  
338 Specifically, pair 2 behaved quite differently than pairs 1 and 3.

Linear regressions were used to test if the rates of surface sediment reworking and litter breakdown were controlled by the density and diversity of specialised invertebrates (i.e. sediment reworkers and shredders, respectively; Table 4). Temperature-corrected SSR increased with reworker density ( $P = 0.007$ ) and richness ( $P = 0.009$ ) whereas temperature-corrected breakdown rate increased with shredder density ( $P < 0.001$ ) but not with shredder richness ( $P = 0.400$ ; Table 4). The congruence between surface sediment reworking and litter breakdown rates was evaluated using linear regression (Fig. 5). There was a positive relationship over all data points ( $F_{1,28} = 14.71$ ,  $P < 0.001$ ,  $R^2 = 0.32$ ); however, separate regression for depositional zones in CCF and OCF revealed quite a strong relationship between process rates in CCF streams ( $F_{1,13} = 18.60$ ,  $P < 0.001$ ,  $R^2 = 0.59$ ; Fig. 5) but no significant relationship for OCF streams ( $F_{1,13} = 1.72$ ,  $P = 0.212$ ,  $R^2 = 0.12$ ).

## Discussion

Moderation of water temperature by riparian forest canopy is a key mechanism by which forest influences stream ecosystems (Vannote et al., 1980; Moore et al., 2005). In this study water temperature determined in summer was on average 1.6 °C greater in streams in open canopy forest than in closed canopy forest, which is within the range of postharvest temperature increase reported in the literature (Moore et al., 2005). In addition to dampen water warming in summer, shade provided by riparian forest limits instream primary production (Kiffney et al., 2004). This effect was not detected here based on chlorophyll-a analyses of surface sediment in depositional zones. These habitats may not provide ideal conditions for algal development due to fine grain substrata, sediment deposition and least water movement compared to erosional zones (Biggs, 1996). Together, high water temperature and high primary production in other habitats provide conditions for faster N uptake and immobilisation by microbial decomposers, algae and moss in open canopy forest streams than in closed canopy streams (Mulholland, 1992; Sabater et al., 2000). This process may thus explain why nitrate concentrations were lower in open canopy forest streams. Additionally, it is plausible that N-immobilization by fast-growing plants in young forest resulted in lower N inputs to streams (Vitousek & Reiners, 1975; Silsbee & Larson, 1983).

Our findings suggest that depositional zones are relevant stream habitats to address forest-stream linkages. Invertebrate diversity and bioturbation rate differed substantially between open vs. closed canopy streams. As depositional zones were physically similar

between forest types, the influence of land on stream invertebrate diversity and functions was probably determined at the reach scale. The differences in surface sediment reworking rates between CCF and OCF streams were minimal in the stream pair (i.e. 2) exhibiting the smallest differences in mean water temperature ( $+0.2^{\circ}\text{C}$ ). Furthermore, as surface sediment reworking no longer discriminated stream categories after temperature correction, water temperature was certainly strongly involved in the modulation of bioturbation activity in our streams (Ouellette et al., 2004). Metabolic constraints may also alter biodiversity pattern; specifically, species richness should increase with temperature (Petchey et al., 1999; Allen, Brown & Gillooly, 2002). It is, however, unclear whether such potential effect of temperature was strong enough to fully explain the substantial differences in species richness and evenness between forest types reported here.

The involvement of invertebrates in sediment bioturbation was confirmed by the significant correlations between surface sediment reworking rate and reworker density and richness (Table 4). Reworkers are taxa that cause significant disturbance to the sediments through burrowing activity. As such, the rate of sediment reworking should necessarily increase with reworker density until a maximum rate is reached as already described for specific taxa (Duport et al., 2006). For natural communities, the link between sediment reworking and faunal density is, however, more complex (e.g. Gerino et al., 2007). As reworkers differ in size, mobility, and burrowing capacity, reworker diversity can also positively influence sediment reworking through more extensive exploration of sediment volume (i.e. complementarity effects; Solan et al., 2004). The prevalence of predatory invertebrates in depositional zones, notably among reworkers (*Glossiphonia*, *Cordulegaster*, *Odontocerum albicorne*, *Sialis*, *Dicranota*, *Hexatoma*) further suggests that bioturbation may be at least partly induced by predator avoidance behaviour by the burrowing prey. For instance, Maire et al. (2010) found that sediment reworking rate in soft sediment increased in the presence of benthic predators through trait-mediated interactions.

Litter breakdown rate did not respond consistently to shift to open canopy forest and thus water temperature may not be the prevailing explanation for between-stream differences. Findings from the present study is consistent with two previous studies showing that, in the study region, the rate of breakdown of alder determined in riffles may vary nonlinearly with riparian canopy cover (Laguerre et al., 2011; Lecerf et al., 2012). The strong coupling between litter breakdown rate and shredder density (Table 4) reveals that invertebrates were directly involved in determining the variation in litter breakdown rate. Shredder assemblages in litter

bags included facultative shredders (*Gammarus*, *Leuctridae*, *Nemouridae*) known to consume resources other than leaf litter and specialised shredders (*Potamophylax* and *Sericostoma*) that rely more heavily on leaf litter as their primary food resource (Dangles, 2002b). The regular occurrence of specialised shredders suggests that leaf litter resources were present in the depositional zones during the study period. In summer, the detritus pool was composed of unbroken litter, notably beech leaves shed the previous autumn, and of freshly fallen leaves (vertical litter inputs determined on 3 CCF and 3 OCF streams in Montagne Noire in July 2011: 34 g litter dry mass.m<sup>-2</sup> and 7 g litter dry mass.m<sup>-2</sup>, respectively; AL, unpubl. data). The importance of summer litterfall in deciduous forest for shredders has also been proposed by other investigators (e.g. Hoover, Pinto & Richardson, 2011).

Litter breakdown in streams is most often evaluated in erosional zones such as riffles whereas depositional zones are avoided due to risk of burial of leaf bags. However, as noted by previous investigators, depositional zones can be hotspots of litter breakdown (e.g. Kobayashi & Kagaya, 2005). This idea is supported by the extremely high breakdown rates reported in this study (mean by stream: 0.04 to 0.41 day<sup>-1</sup>). In comparison, exponential breakdown rates for alder leaf litter exposed in coarse mesh bags set in riffles are generally lower than 0.1 day<sup>-1</sup> (e.g. Gessner & Chauvet, 2002; Hladyz et al., 2010). In depositional zones, sediment reworkers may contribute to maintaining high rates of litter breakdown as suggested by the partial congruence between surface sediment reworking rate and litter breakdown rate (Fig.5). We think at least of two mechanisms potentially involved in a cause effect relationship. First, fine particle bioturbation and excavation behaviour can reduce the adverse effect of sedimentation on litter breakdown by making leaf litter more accessible to consumers

(Creed et al., 2010; Sanpera-Calbet, Chauvet & Richardson, 2012). Second, bioturbation in lentic habitat can promote the conditioning and mineralisation of leaf litter by microbial decomposers through enhanced nutrient transfer from sediment to leaf litter (Mermillod-Blondin, 2011; Hunting et al., 2012).

Additionally or alternatively, surface sediment reworking may be influenced indirectly by litter breakdown in closed canopy streams. Leaf litter is the main energy source to food webs in these ecosystems (Wallace et al., 1997) and, thus, sediment reworking activity by invertebrates, notably predatory reworkers (*Glossiphonia*, *Cordulegaster*, *Odontocerum albicorne*, *Sialis*, *Dicranota*, *Hexatoma*), must be fuelled by energy released from leaf litter

and incorporated into detritivores. The disruption of the relationship between the rates of surface sediment reworking and litter breakdown in open canopy forest may indicate that invertebrate reworkers rely on alternative energy sources. In these streams, autochthonous primary production is not negligible and it contributes significantly to energy flow in stream food webs (Vannote et al., 1980; Finlay, 2001). Accordingly, the consumption of herbivorous invertebrate prey by predatory reworkers may explain why the temperature-corrected rates of surface sediment reworking were higher in OCF than CCF streams when litter breakdown was slow (i.e. shaded area on Fig. 5;  $k < 0.01$  degree.day<sup>-1</sup>). However, causal links is not required for congruent patterns to emerge and positive correlation between the rates of sediment reworking and litter breakdown may simply arise because both processes are ruled by common factors. However, this rationale is weakened in our study by the fact that sediment reworking and litter breakdown were not correlated in open canopy streams and not both processes were affected by temperature. In addition, *Sericostoma* being the sole taxon involved in both sediment reworking and litter breakdown, these processes were driven by taxonomically distinct assemblages of invertebrates with potentially different response traits. Therefore, even though if our interpretation is based on correlative evidence, we cannot rule out the possibility that sediment bioturbation and litter breakdown mutually influence each other (i.e. cause effect link).

To conclude, this study on depositional zones provides novel evidence in support of a tight linkage between forest and streams. By moderating stream summer temperature, riparian canopy cover has the potential to affect invertebrate metabolic rates and, indirectly, the intensity of surface sediment reworking. Forest also influenced stream ecosystem functioning through alteration of the relationship between sediment reworking rate and litter breakdown rate. In addition to suggest a two-way feedback between these processes, our findings stress the need to assess several ecosystem functions at a time in empirical studies. Although we did not detect physical differences (morphology, sediment properties) between depositional zones in closed and open canopy streams, it is unlikely that water temperature was the sole factor underpinning forest effect on streams. Previous studies has shown that young forest deliver to streams larger amount of high quality leaf litter than older forest (Stout et al., 1993), thus providing an alternative explanation for the greater invertebrate diversity in open canopy streams in the present study. As hotspot of organic matter retention and breakdown, depositional zones are ideal habitat to address the role of trophic factors in determining forest-stream linkages.

469

470

## 471 Acknowledgments

472 We are grateful to Sylvain Lamothe, Mathilde Labbé, Anatole Boiché and Frédéric Julien for  
473 their assistance with fieldwork and laboratory analyses, and two anonymous referees for  
474 constructive comments on previous draft of the manuscript. This research was supported by a  
475 PhD grant from the French Ministry of Research to ENM and was conducted within the  
476 framework of the “Biodiversity, Forest Management, and Public Policies” programme  
477 (SYLECOL project) funded by the French Ministry of Ecology, Sustainable Development and  
478 Energy.

479 This paper is the Nereis Park contribution number #36.

480

481 **References**

482

483 Allen A. P., Brown J. H. & Gillooly J. F. (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics,  
484 and the energetic-equivalence rule. *Science*, 297, 1545-1548.

485 Biggs B. (1996) Patterns in benthic algae of streams. In: *Algal ecology: freshwater benthic*  
486 *ecosystems*. (Eds. R. Stevenson, M. Bothwell & R. Lowe), pp. 31-56. Academic Press, San  
487 Diego.

488 Bilby R. E. & Likens G. E. (1980) Importance of organic debris dams in the structure and  
489 function of stream ecosystems. *Ecology*, 61, 1107-1113.

490 Covich A. P., Austen M. C., Bärlocher F., Chauvet E., Cardinale B. J., Biles C. L., Inchausti  
491 P., Dangles O., Solan M., Gessner M. O., Statzner B. & Moss B. (2004) The role of  
492 biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *BioScience*, 54,  
493 767-775.

494 Covich A. P., Palmer M. A. & Crowl T. A. (1999) The role of benthic invertebrate species in  
495 freshwater ecosystems: Zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling.  
496 *BioScience*, 49, 119-127.

497 Creed R. P., Taylor A. & Pflaum J. R. (2010) Bioturbation by a dominant detritivore in a  
498 headwater stream: litter excavation and effects on community structure. *Oikos*, 119, 1870-  
499 1876.

500 Cummins K. W. (1974) Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24, 631-  
501 641.



- 502 Dangles O. (2002a) Aggregation of shredder invertebrates associated with benthic detrital  
503 pools in seven headwater forested streams. In: International Association of Theoretical and  
504 Applied Limnology, Vol 28, Pt 2, Proceedings. (Ed. R.G. Wetzel), pp. 910-913. E  
505 Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- 506 Dangles O. (2002b) Functional plasticity of benthic macroinvertebrates: implications for  
507 trophic dynamics in acid streams. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 59,  
508 1563-1573.
- 509 De Nadaï-Monoury E., Lecerf A., Canal J., Buisson L., Laffaille P. & Gilbert F. (2013) A  
510 cost-effective method to quantify biological surface sediment reworking. Hydrobiologia, 713,  
511 115-125.
- 512 Dray S. & Dufour A. B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for  
513 ecologists. Journal of Statistical Software, 22, 1-20.
- 514 Duport E., Stora G., Tremblay P. & Gilbert F. (2006) Effects of population density on the  
515 sediment mixing induced by the gallery-diffusor *Hediste* (*Nereis*) *diversicolor* O.F. Müller,  
516 1776. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 336, 33-41.
- 517 Finlay J. C. (2001) Stable-carbon-isotope ratios of river biota: Implications for energy flow in  
518 lotic food webs. Ecology, 82, 1052-1064.
- 519 Gerino M., Frignani M., Mugnai C., Bellucci L. G., Prevedelli D., Valentini A., Castelli A.,  
520 Delmotte S. & Sauvage S. (2007) Bioturbation in the Venice Lagoon: Rates and relationship  
521 to organisms. Acta Oecologica, 32, 14-25.
- 522 Gessner M. O. & Chauvet E. (2002) A case for using litter breakdown to assess functional  
523 stream integrity. Ecological Applications, 12, 498-510.
- 524 Graça M. a. S. (2001) The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a  
525 review. International Review of Hydrobiology, 86, 383-393.
- 526 Hieber M. & Gessner M. O. (2002) Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to  
527 leaf breakdown based on biomass estimates. Ecology, 83, 1026-1038.
- 528 Hladyz S., Tiegs S. D., Gessner M. O., Giller P. S., Rîșnoveanu G., Preda E., Nistorescu M.,  
529 Schindler M. & Woodward G. U. Y. (2010) Leaf-litter breakdown in pasture and deciduous  
530 woodland streams: a comparison among three European regions. Freshwater Biology, 55,  
531 1916-1929.
- 532 Hoover T. M., Pinto X. & Richardson J. S. (2011) Riparian canopy type, management history,  
533 and successional stage control fluxes of plant litter to streams. Canadian Journal of Forest  
534 Research, 41, 1394-1404.
- 535 Hunting E. R., Whatley M. H., Van Der Geest H. G., Mulder C., Kraak M. H. S., Breure A.  
536 M. & Admiraal W. (2012) Invertebrate footprints on detritus processing, bacterial community  
537 structure, and spatiotemporal redox profiles. Freshwater Science, 31, 724-732.
- 538 Kiffney P. M., Richardson J. S. & Bull J. P. (2004) Establishing light as a causal mechanism  
539 structuring stream communities in response to experimental manipulation of riparian buffer  
540 width. Journal of the North American Benthological Society, 23, 542-555.

- 541 Kobayashi S. & Kagaya T. (2005) Hot spots of leaf breakdown within a headwater stream  
542 reach: comparing breakdown rates among litter patch types with different macroinvertebrate  
543 assemblages. *Freshwater Biology*, 50, 921-929.
- 544 Kristensen E., Penha-Lopes G., Delefosse M., Valdemarsen T., Quintana C. O. & Banta G. T.  
545 (2012) What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences.  
546 *Marine Ecology Progress Series*, 446, 285-302.
- 547 Lagrue C., Kominoski J. S., Danger M., Baudoin J.-M., Lamothe S., Lambrigot D. & Lecerf  
548 A. (2011) Experimental shading alters leaf litter breakdown in streams of contrasting riparian  
549 canopy cover. *Freshwater Biology*, 56, 2059-2069.
- 550 Lancaster J. & Hildrew A. G. (1993) Flow refugia and the microdistribution of lotic  
551 macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 12, 385-393.
- 552 Lecerf A. (2005) Perturbations anthropiques et fonctionnement écologique des cours d'eau de  
553 tête de bassin: étude du processus de décomposition des litières. Thèse de doctorat.
- 554 Lecerf A., Baudoin J.-M., Besson A., Lamothe S. & Lagrue C. (2012) Is smaller necessarily  
555 better? Effects of small-scale forest harvesting on stream ecosystems. *Annales de Limnologie*  
556 - *International Journal of Limnology*.
- 557 Lecerf A., Dobson M., Dang C. & Chauvet E. (2005) Riparian plant species loss alters trophic  
558 dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia*, 146, 432-442.
- 559 Lloyd E. & Ormerod S. (1992) Further studies on the larvae of the Golden-ringed Dragonfly,  
560 *Cordulegaster boltoni* (Donovan)(Odonata: Cordulegasteridae), in upland streams.  
561 *Entomologist's Gazette*, 43, 275-275.
- 562 Magurran A. E. (2004) *Measuring biological diversity*, Blackwell Publishing, Oxford.
- 563 Maire O., Merchant J. N., Bulling M., Teal L. R., Grémare A., Duchêne J. C. & Solan M.  
564 (2010) Indirect effects of non-lethal predation on bivalve activity and sediment reworking.  
565 *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 395, 30-36.
- 566 Mermillod-Blondin F. (2011) The functional significance of bioturbation and biodeposition  
567 on biogeochemical processes at the water-sediment interface in freshwater and marine  
568 ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 30, 770-778.
- 569 Mermillod-Blondin F., Gaudet J. P., Gérino M., Desrosiers G. & Creuzé Des Châtelliers M.  
570 (2003) Influence of macroinvertebrates on physico-chemical and microbial processes in  
571 hyporheic sediments. *Hydrological Processes*, 17, 779-794.
- 572 Mermillod-Blondin F. & Rosenberg R. (2006) Ecosystem engineering: the impact of  
573 bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats. *Aquatic*  
574 *Sciences*, 68, 434-442.
- 575 Metzler G. M. & Smock L. A. (1990) Storage and dynamics of subsurface detritus in a sand-  
576 bottomed stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 588-594.
- 577 Moore J. W. (2006) Animal ecosystem engineers in streams. *BioScience*, 56, 237-246.
- 578 Moore R. D., Spittlehouse D. L. & Story A. (2005) Riparian microclimate and stream  
579 temperature response to forest harvesting: A review. *Journal of the American Water*  
580 *Resources Association*, 41, 813-834.

- 581 Mulholland P. J. (1992) Regulation of nutrient concentrations in a temperate forest stream:  
582 Roles of upland, riparian, and instream processes. *Limnology and Oceanography*, 37, 1512-  
583 1526.
- 584 Naiman R. J. & Decamps H. (1997) The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual*  
585 *Review of Ecology and Systematics*, 28, 621-658.
- 586 Oksanen J. F., Blanchet G., Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O'hara R. B., Simpson G.  
587 L., Solymos P., Stevens H. H. & Wagner H. (2012) *Vegan: Community ecology package*. R  
588 package version 2.0-4.
- 589 Ouellette D., Desrosiers G., Gagne J.-P., Gilbert F., Poggiale J.-C., Blier P. U. & Stora G.  
590 (2004) Effects of temperature on in vitro sediment reworking processes by a gallery  
591 biodiffusor, the polychaete *Neanthes virens*, Inter-Research, Oldendorf, Allemagne.
- 592 Petchey O., Mcphearson T., Casey T. & Morin P. (1999) Environmental warming alters food-  
593 web structure and ecosystem function. *Nature*, 402, 69-72.
- 594 Pinheiro J., Bates D., Debroy S., Sarkar D. & The R Development Core Team (2011) *nlme:*  
595 *Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-102.
- 596 R Development Core Team (2011) *R: A language and environment for statistical computing*.  
597 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 598 Sabater F., Butturini A., Martí E., Muñoz I., Romaní A., Wray J. & Sabater S. (2000) Effects  
599 of riparian vegetation removal on nutrient retention in a Mediterranean stream. *Journal of the*  
600 *North American Benthological Society*, 19, 609-620.
- 601 Sanpera-Calbet I., Chauvet E. & Richardson J. (2012) Fine sediment on leaves: shredder  
602 removal of sediment does not enhance fungal colonisation. *Aquatic Sciences*, 74, 527-538.
- 603 Silsbee D. & Larson G. (1983) A comparison of streams in logged and unlogged areas of  
604 Great Smoky Mountains National Park. *Hydrobiologia*, 102, 99-111.
- 605 Solan M., Cardinale B. J., Downing A. L., Engelhardt K. a. M., Ruesink J. L. & Srivastava D.  
606 S. (2004) Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science*, 306, 1177-1180.
- 607 Statzner B. (2012) Geomorphological implications of engineering bed sediments by lotic  
608 animals. *Geomorphology*, 157-158, 49-65.
- 609 Steinman A. D., Lamberti G. A. & Leavitt P. R. (2006) Biomass and pigments of benthic  
610 algae. In: *Methods in stream ecology*. (Eds. R. Hauer & G.A. Lamberti), pp. 357-379.  
611 Academic Press.
- 612 Stone M. K. & Wallace J. B. (1998) Long-term recovery of a mountain stream from clear-cut  
613 logging: the effects of forest succession on benthic invertebrate community structure.  
614 *Freshwater Biology*, 39, 151-169.
- 615 Stout B. M., Benfield E. F. & Webster J. R. (1993) Effects of a forest disturbance on shredder  
616 production in southern Appalachian headwater streams. *Freshwater Biology*, 29, 59-69.
- 617 Tachet H., Richoux P., Bournaud M. & Usseglio-Polatera P. (2010) *Invertébrés d'eau douce:*  
618 *systématique, biologie, écologie*, CNRS Editions, Paris.

- 619 Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins J. R., Sedell J. R. & Cushing C. E. (1980) The river  
620 continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130-137.
- 621 Vitousek P. M. & Reiners W. A. (1975) Ecosystem succession and nutrient retention: A  
622 hypothesis. *BioScience*, 25, 376-381.
- 623 Wagner R. (1991) The influence of the diel activity pattern of the larvae of *Sericostoma*  
624 *personatum* (Kirby & Spence) (Trichoptera) on organic matter distribution in stream-bed  
625 sediments — a laboratory study. *Hydrobiologia*, 224, 65-70.
- 626 Wallace J. & Hutchens J. (2000) Effects of invertebrates in lotic ecosystem processes. In:  
627 Invertebrates as webmasters in ecosystems. (Eds. D. Coleman & P. Hendrix), pp. 73-96.  
628 CABI Publishing, Oxon, United Kingdom.
- 629 Wallace J. B., Eggert S. L., Meyer J. L. & Webster J. R. (1997) Multiple trophic levels of a  
630 forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science*, 277, 102-104.
- 631 Wentworth C. K. (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of*  
632 *Geology*, 30, 377-392.
- 633
- 634
- 635
- 636
- 637
- 638
- 639
- 640
- 641
- 642
- 643
- 644
- 645
- 646
- 647
- 648
- 649
- 650
- 651
- 652
- 653
- 654

## Tables

Table 1: Description of the three pairs of stream reaches included in this study. Each pair consisted of a stream running in closed canopy forest (CCF) and a similar stream running in open canopy forest (OCF). Mean and SE are given for canopy openness ( $n = 5$  depositional zones), water temperature ( $n = 15$  days), and water chemistry ( $n = 5$  sampling occasions). Concentrations of dissolved carbon and nutrients were all above the detection limits of analytical methods.

Parameter	Pair 1		Pair 2		Pair 3	
Code	P1-CCF	P1-OCF	P2-CCF	P2-OCF	P3-CCF	P3-OCF
Name	Lampy	Bergnassonne	Sant	Bernazobre	Orival	Montaud
Riparian vegetation type	Closed canopy	Open canopy	Closed canopy	Open canopy	Closed canopy	Open canopy
<b>Stream attributes</b>						
Latitude N	43°25'07"	43°23'50"	43°27'48"	43°29'07"	43°26'18"	43°29'52"
Longitude E	2°11'15"	2°12'01"	2°12'06"	2°12'40"	2°05'41"	2°15'58"
Altitude (m.a.s.l.)	705	630	565	320	475	330
Catchment area (km <sup>2</sup> )	1.2	2.1	3.4	5.6	2.3	4.0
Forested area cut (km <sup>2</sup> )	-	0.07	-	0.04	-	0.05
Width (m)	1.6 - 2.4	1.4 - 2.8	2.6 - 5.3	2.1 - 4.6	1.5 - 5.5	2.3 - 3.6
Canopy openness (%)	12.4 ± 1.1	45.2 ± 6.6	10.7 ± 2.5	38.9 ± 9.1	3.5 ± 0.7	38.4 ± 4.5
<b>Water characteristics</b>						
Temperature (°C)	12.5 ± 0.04	14.6 ± 0.07	14.5 ± 0.04	14.7 ± 0.05	12.8 ± 0.05	15.4 ± 0.05
pH	6.9 ± 0.1	7.1 ± 0.1	7.8 ± 0.2	7.9 ± 0.1	7.6 ± 0.1	7.2 ± 0.1
Conductivity (µS.cm <sup>-1</sup> )	48.2 ± 0.9	40.2 ± 1.8	116.5 ± 8.9	114.6 ± 4.0	72.9 ± 1.6	49.2 ± 1.4
[NO <sub>3</sub> ] (µg N.L <sup>-1</sup> )	2002 ± 241	796 ± 98	1729 ± 93	1166 ± 64	1547 ± 98	1186 ± 108
[PO <sub>4</sub> ] (µg P.L <sup>-1</sup> )	1.41 ± 0.50	1.22 ± 0.51	8.14 ± 2.39	8.14 ± 3.17	4.76 ± 1.20	7.63 ± 2.75
[DOC] (µg C.L <sup>-1</sup> )	1438 ± 331	2007 ± 430	1146 ± 273	677 ± 83	3713 ± 1250	1922 ± 315

Table 2: Description of depositional zones from streams in closed canopy forest (CCF) or open canopy forest (OCF). The range of values ( $n=5$ ) for each stream is given.

Parameter	Pair 1		Pair 2		Pair 3	
	P1-CCF	P1-OCF	P2-CCF	P2-OCF	P3-CCF	P3-OCF
Water depth (m)	0.1 - 0.5	0.1 - 0.2	0.1 - 0.4	0.1 - 0.3	0.2 - 0.5	0.1 - 0.3
Area (m <sup>2</sup> )	0.04 - 3.00	0.24 - 1.98	0.40 - 2.10	0.24 - 1.95	1.00 - 2.28	0.44 - 0.91
Chlorophyll a (mg.m <sup>-2</sup> )	42.7 - 72.5	38.8 - 84.6	30.1 - 119.5	32.5 - 115.2	7.4 - 30.0	23.8 - 39.5
Organic matter (kg.m <sup>-3</sup> )	14.8 - 26.3	14.3 - 18.6	35.9 - 57.7	34.8 - 60.8	15.5 - 30.0	13.9 - 34.2
Silt (%)	4.8 - 8.2	2.8 - 4.9	12.7 - 16.0	12.3 - 25.0	3.8 - 7.6	8.2 - 9.3
VeryFine (%)	2.9 - 6.1	2.1 - 4.4	8.0 - 13.4	5.7 - 15.8	2.3 - 4.8	9.3 - 13.3
Fine (%)	5.5 - 11.2	3.1 - 5.9	10.7 - 17.6	5.7 - 17.8	2.8 - 7.1	13.8 - 22.6
Medium (%)	18.7 - 23.9	13.4 - 20.4	10.6 - 19.9	12.2 - 22.1	9.3 - 18.8	17.3 - 25.9
Coarse (%)	17.8 - 23.9	19.7 - 30.6	8.3 - 16.0	10.2 - 19.4	9.0 - 21.5	10.6 - 19.7
VeryCoarse (%)	28.2 - 46.2	36.5 - 58.9	18.6 - 47.1	8.3 - 43.5	45.1 - 63.3	12.5 - 36.0

Table 3: Assemblages of invertebrate reworkers and shredders in streams in closed canopy forest (CCF) or open canopy forest (OCF). Values are mean and SE ( $n = 5$  depositional zones) determined

based on either benthic samples (reworkers) number of specimens.m<sup>-2</sup> or litter bags (shredders)  
number of specimens.g leaf<sup>-1</sup>.

	Pair 1		Pair 2		Pair 3	
	P1-CCF	P1-OCF	P2-CCF	P2-OCF	P3-CCF	P3-OCF
<b>Sediment reworkers</b>						
<i>Ephemera</i>			63.5 ±34.2	169.3 ±57.3	91.7 ±30.7	148.1 ±55.1
<i>Odontocorum albicorne</i>	98.8 ±40.8	70.5 ±37.0	91.7 ±23.9	35.3 ±11.2		225.7 ±217.0
<i>Sericostoma</i>	28.2 ±13.2	49.4 ±14.1	77.6 ±23.4	70.5 ±11.2	134.0 ±39.3	296.3 ±80.9
<i>Cordulegaster</i>	14.1 ±8.6	7.1 ±7.1	7.1 ±7.1	21.2 ±21.2		42.3 ±7.1
<i>Sialis</i>	35.3 ±22.3			14.1 ±8.6		
<i>Dicranota</i>	42.3 ±20.6	7.1 ±7.1			91.7 ±91.7	105.8 ±51.1
<i>Hexatoma</i>	345.6 ±177.5	338.6 ±89.6	56.4 ±28.7	14.1 ±14.1	21.2 ±14.1	98.8 ±40.8
<i>Glossiphonia</i>				42.3 ±25.9		
Bivalvia	7.1 ±7.1	0.0 ±0.0	28.2 ±7.1	7.1 ±7.1	70.5 ±44.6	77.6 ±30.3
Total	571.4 ±218.4	472.6 ±124.5	324.5 ±70.9	373.9 ±93.7	409.1 ±149.9	994.6 ±248.5
<b>Shredders</b>						
<i>Gammmarus</i>	197.2 ±47.1		1275.8 ±553.4		34.1 ±16.3	8090.0 ±5476.4
Leutridae	2.3 ±2.3	1.1 ±0.7	9.5 ±9.5	104.7 ±98.9		300.0 ±300.0
Nemouridae	11.7 ±6.8	0.4 ±0.4		7.1 ±6.3	24.1 ±16.0	410.0 ±397.6
<i>Potamophylax</i>	97.1 ±74.7	201.2 ±137.0	1348.3 ±744.9	1454.0 ±1454.0	140.6 ±74.4	600.0 ±284.6
<i>Halesus</i>		2.7 ±1.2	36.4 ±36.4	18.3 ±16.3	0.5 ±0.5	100.0 ±100.0
<i>Sericostoma</i>		0.4 ±0.4	4.8 ±4.8	116.7 ±97.2	14.0 ±7.7	1000.0 ±880.3
Total	308.2 ±65.4	205.7 ±135.5	2674.8 ±962.1	1700.8 ±1334.8	213.3 ±92.6	10500.0 ±7376.6

Table 4: Results of linear regression assessing the effect of invertebrates on ecosystem processes.  
Sediment reworking rate (*SSR*) and litter breakdown rate (*k*) were tested against the density and  
richness of reworkers and shredders, respectively.

Linear regression	slope	t value	p value	R <sup>2</sup>
<b>Sediment reworking rate (degree.day<sup>-1</sup>)</b>				
<i>SSR</i> vs sediment reworker density	0.019	2.91	0.007 *	0.21
<i>SSR</i> vs sediment reworker richness	0.008	2.80	0.009 *	0.19
<b>Litter breakdown rate (degree.day<sup>-1</sup>)</b>				
<i>k</i> vs shredder density	0.004	9.26	<0.001 *	0.74
<i>k</i> vs shredder richness	-0.001	-0.85	0.400	0

## Figure legends

Figure 1: Principal component analysis of ten abiotic variables (see Table 2) determined on 30  
depositional zones. Correlation circle (a) and ordination plot of the samples (b) were drawn for the two

first principal components that condensed 60.2% of total variation in the dataset. Points represent depositional zones sampled in streams in closed canopy forest (CCF; solid symbols) and open canopy forest (OCF; open symbols). Each point is linked to the average position of the stream site it belongs in.

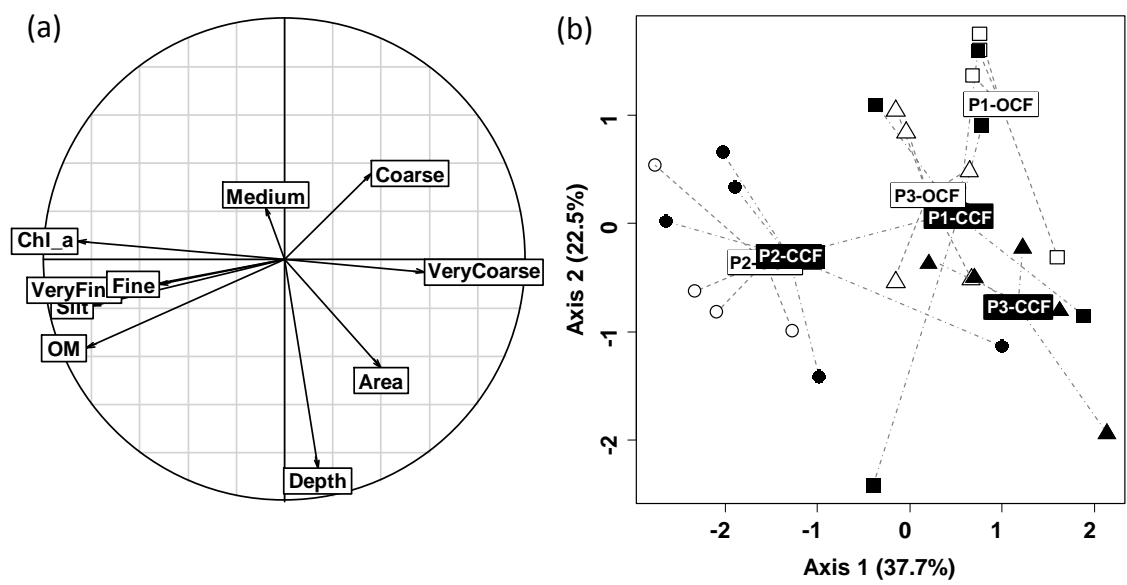
Figure 2: Diversity of benthic invertebrates from arenas assessed through rarefied species richness estimated for 79 individuals per sample (a) and Pielou's evenness index (b). Solid and open bars represent means ( $\pm$ SE) by stream in closed canopy forest and open canopy forest, respectively.

Figure 3: Structure of benthic invertebrate community from arenas assessed through nonmetric multidimensional scaling based on Bray-Curtis dissimilarity index (2D-stress = 0.22). Points represent depositional zones sampled in streams in closed canopy forest (CCF; solid symbols) and open canopy forest (OCF; open symbols). Each point is linked to the average position of the stream site it belongs in.

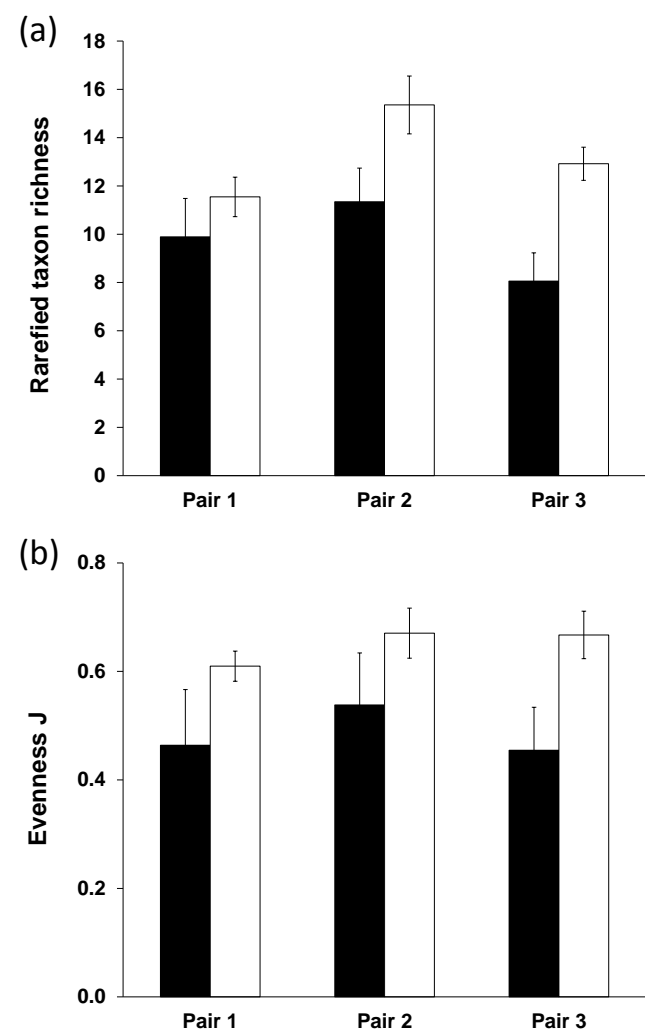
Figure 4: Ecosystem functioning assessed by surface sediment reworking rates (a,b) and litter breakdown rates (c,d) in depositional zones. Rates were expressed either in  $\text{day}^{-1}$  (a,c) or  $\text{degree-days}^{-1}$  (b,d). Solid and open bars represent means ( $\pm$ SE) for each stream in closed canopy forest and open canopy forest, respectively.

Figure 5: Surface sediment reworking rate plotted against litter breakdown rate (both expressed in  $\text{degree.day}^{-1}$ ). Points represent depositional zones sampled in streams in closed canopy forest (solid symbols) and in open canopy forest (open symbols). Solid lines represent the linear regression model between processes in CCF streams ( $P < 0.001$ ,  $R^2 = 0.59$ ) and dotted lines represent the grand mean of surface sediment reworking rate for OCF streams in the absence of significance for linear regression ( $P = 0.212$ ,  $R^2 = 0.12$ ). The shaded area corresponds to the functional gap between CCF and OCF streams existing for low values of litter breakdown rate.

715 **Figures**



716  
717 **Figure 1**



718  
719 **Figure 2**



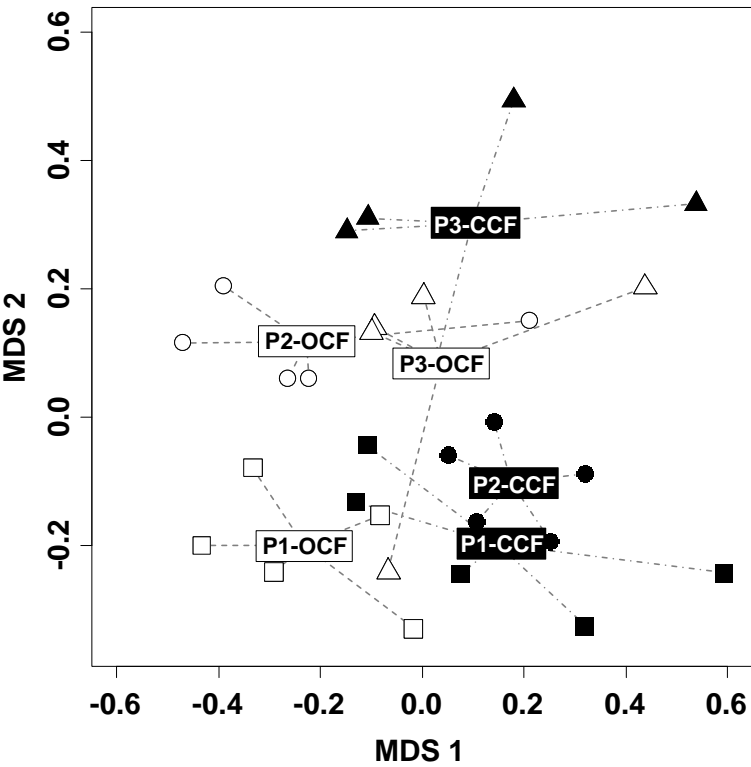


Figure 3

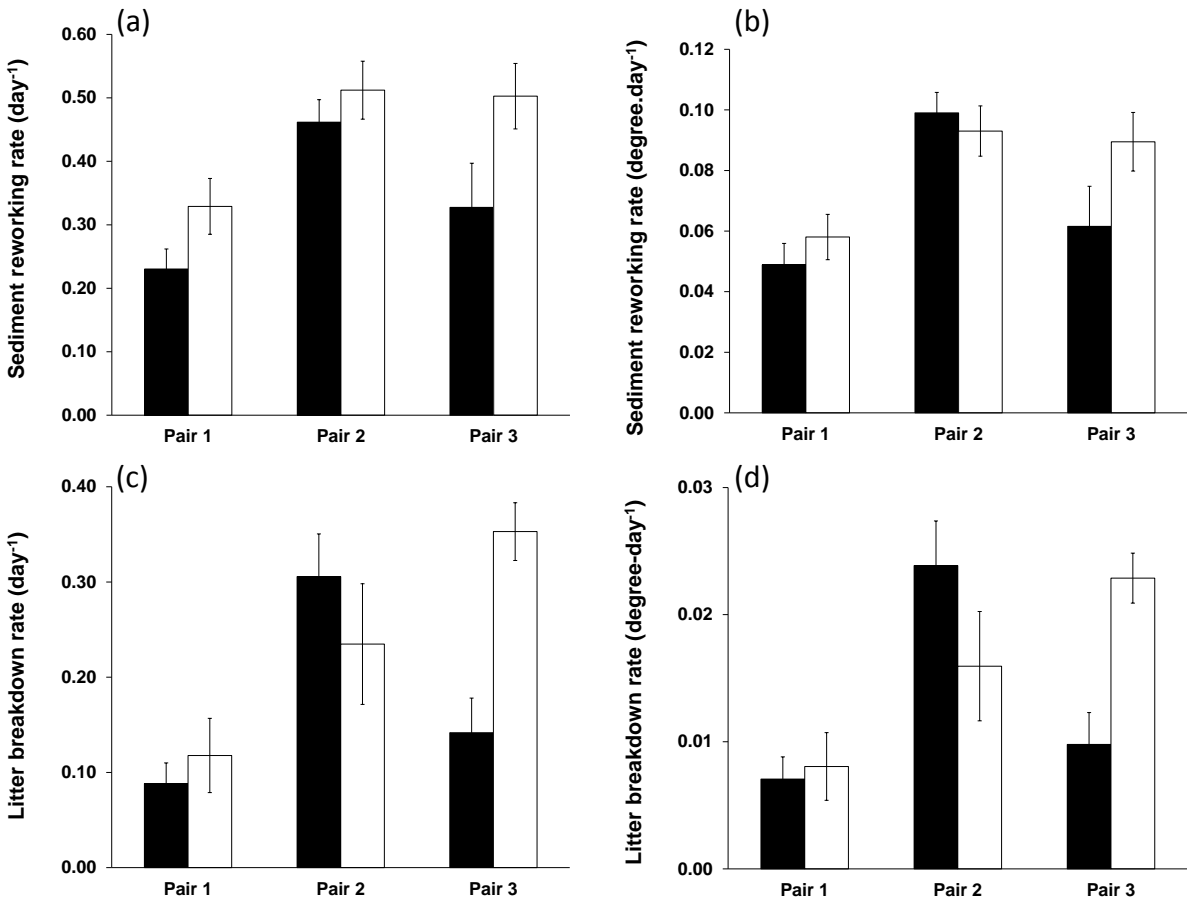


Figure 4

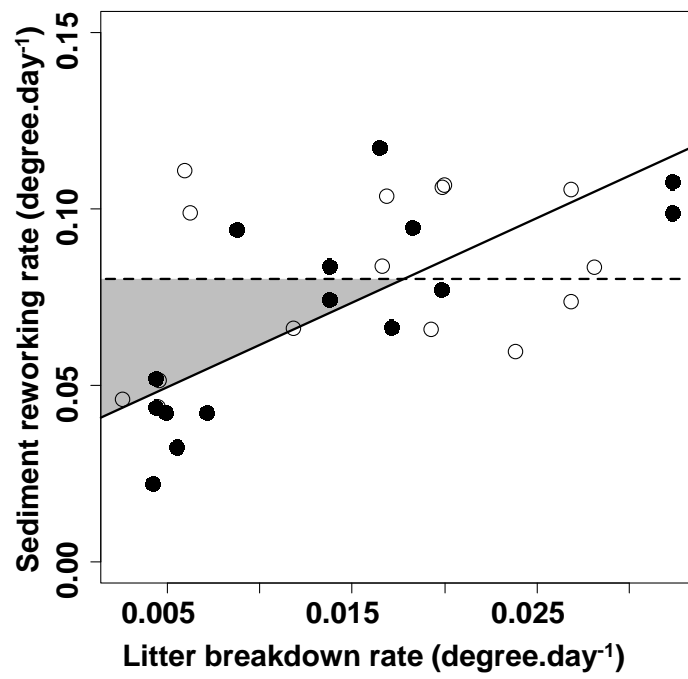


Figure 5

## Annexe II : Le remaniement sédimentaire de surface des chironomes

### A. Introduction

Les larves de chironomes possèdent un comportement de fouissage et sont des organismes bioturbateurs reconnus (Mermillod-Blondin *et al.*, 2002 ; Mermillod-Blondin *et al.*, 2004). Leur capacité de bioturbation réside dans un mode de vie enfoui dans le sédiment et pour certaines espèces la création d'un tube composé de particules minérales. Ce mode de vie entraîne leur capacité à créer des macropores dans la structure du sédiment et ainsi favoriser les échanges de solutés entre la matrice sédimentaire et l'eau de surface.

Afin d'expliquer l'absence des chironomes dans la liste des organismes remanieurs utilisée au cours de ce travail de thèse, une étude préliminaire du remaniement sédimentaire de surface des chironomes a été réalisée. Nous postulons que malgré un comportement de fouissage connu dans la littérature et leur grande densité (densité moyenne au cours de l'expérience terrain :  $5771,3 \text{ ind.m}^{-2}$ ), les chironomes sont des organismes trop petits (longueur moyenne : 0,7 cm ; largeur moyenne : 0,05 cm) pour déplacer les luminophores utilisés (taille : 0,03 à 0,08 cm).

### B. Matériel et méthodes

Les organismes ont été récoltés en Novembre 2013 dans un ruisseau de tête de bassin (Lampy) situé en montagne Noire (Sud-est du massif central). Ils ont été conservés en aquarium au laboratoire pour acclimatation à la température, à l'eau et au cycle jour/nuit (12/12) avant d'être utilisés dans l'expérimentation. Au cours de l'expérience, des individus de Chironomidae de taille comprise entre 5 et 10 mm ont été utilisés, 40 individus ont été placés par microcosme ( $4619,5 \text{ individus.m}^{-2}$ ). La densité utilisée correspond à la médiane des densités obtenues au cours de l'expérience de remaniement sédimentaire sur le terrain (**Chapitre V**).

Le remaniement sédimentaire a été évalué selon la méthode de disparition du traceur particulaire en laboratoire décrite au **Chapitre IV** pour *Sericostoma* sp.. avec trois répliques par condition. A la fin de l'expérience les organismes de chaque microcosme ont été collectés et leur biomasse sèche sans cendres a été déterminée par perte au feu. En moyenne, 8 larves de chironome ont été retrouvées mortes par microcosme.

Le taux de remaniement sédimentaire de surface (RSS) a été calculé à l'aide de la méthode de régression linéaire (voir **Chapitre III**) de manière à obtenir le RSS ou en  $\text{cm}^2.\text{jour}^{-1}$  de manière à pouvoir comparer avec les RSS obtenus pour les autres organismes remanieurs

étudiés en laboratoire. La mortalité des individus n'a pas été prise en compte dans la mesure où les organismes retrouvés morts à la fin de l'expérimentation ont été trouvés dans le sédiment, ils ont donc en partie participé au remaniement mesuré et, d'autre part, le moment de leur mort n'a pu être connu du fait de leur enfouissement.

Les conditions expérimentales sont données dans le **Tableau AII.1**.

**Tableau AII.1** Résumé des conditions expérimentales.

Paramètres		Unité	Chironomidae
Densités utilisées	Basse	ind.m <sup>-2</sup>	4619,5
Taille individuelle	min-max	mm	5 - 10
Biomasse individuelle	M	g pssc	42,8.10 <sup>-6</sup>
Température eau	M±ET	°C	9,3 ± 0,3
Durée d'expérimentation		jour	15
Microcosme	Surface	m <sup>2</sup>	0,00866
Sable	D10-D90	µm	138,7 - 1152,3
Luminophores	D10-D90	µm	154,8 - 521,4

pssc : poids sec sans cendres

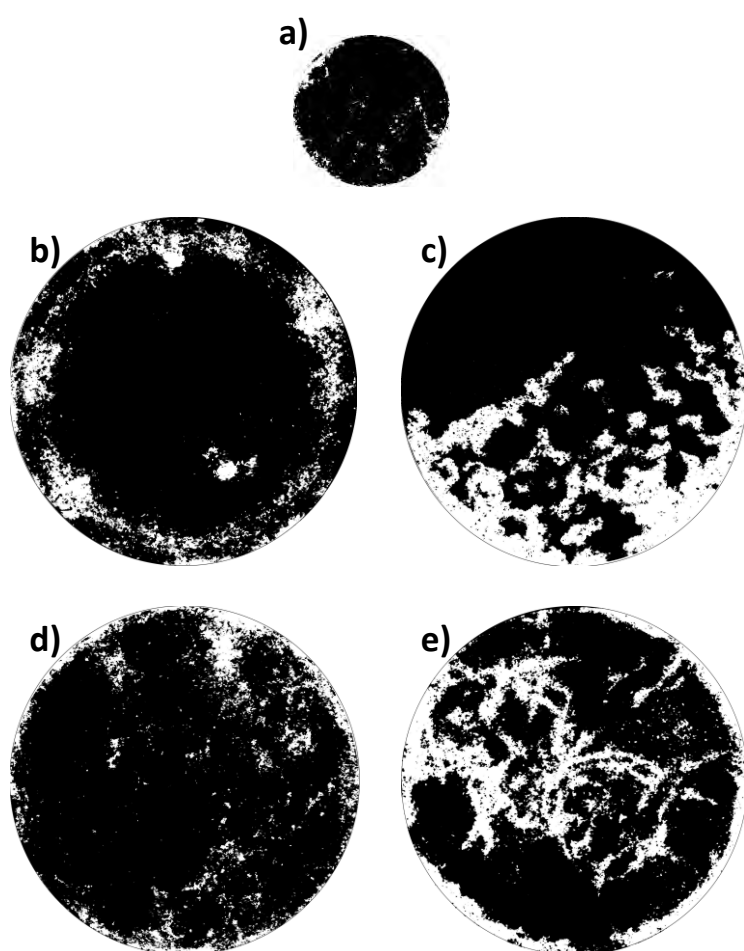
### C. Résultats - Discussion

Le taux de remaniement sédimentaire de surface (*RSS*) obtenu en moyenne de  $0,64 \pm 0,02 \text{ cm}^2 \cdot \text{j}^{-1}$  et le *RSS* individuel est de  $0,02 \text{ cm}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ . Le *RSS* individuel du chironome est 60 fois inférieur à celui des larves d'*Hexatoma* (le plus faible des *RSS* individuel mesuré au cours de ce travail).

Pour chacun des taxons, le *RSS* a été obtenu pour une densité proche de la densité moyenne *in situ* (**Chapitre V ; Tableau AII.2**). Sur la **Figure AII.1**, la surface recouverte par le traceur (en noir) après 10 jours d'expérience est bien supérieure pour les chironomes que pour les autres taxons. Le *RSS* obtenu pour les chironomes est 8 à 27 fois inférieur à ceux des autres taxons.

**Tableau AII.2** Coefficient de remaniement sédimentaire de surface ( $RSS$ , en  $\text{cm}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ ) déterminé comme la pente de la droite de régression linéaire de la surface remaniée ( $\text{cm}^2$ ) en fonction des jours. Seules les données situées sur la partie linéaire initiale de la courbe ont été conservées pour les calculs. Les valeurs moyennes de  $RSS$  par expérience sont données. La densité expérimentale ( $\text{indiv.} \cdot \text{m}^{-2}$ ) correspondant aux valeurs de  $RSS$  calculés sont données pour chaque taxon ainsi que, à titre de comparaison, la densité moyenne de chaque taxon trouvée lors de l'expérimentation de remaniement sédimentaire de surface *in situ*.

Taxon	Densité expérimentale ( $\text{ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ )	$RSS$ expérimental ( $\text{cm}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ )	Densité moyenne <i>in situ</i> ( $\text{ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ )
<i>Cordulegaster boltonii</i>	20,9	$5,84 \pm 1,99$	15,3
<i>Ephemera danica</i>	104,5	$11,31 \pm 7,49$	118,2
<i>Hexatoma</i> sp.	125,4	$5,05 \pm 1,85$	145,8
<i>Sericostoma</i> sp.	104,5	$17,06 \pm 3,71$	109,3
Chironomidae	4619,5	$0,64 \pm 0,02$	5771,3



**Figure AII.1** Comparaison de la couverture du traceur (noir) après 10 jours d'expérimentation pour (a) Chironomidae, (b) *Cordulegaster boltonii*, (c) *Ephemera danica*, (d) *Hexatoma* sp. et (e) *Sericostoma* sp..

En conclusion, malgré une densité 40 fois supérieure, le remaniement sédimentaire de surface des larves de chironomes est nettement inférieur à celui des autres taxons qualifiés de remanieurs. Ce très faible remaniement de surface justifie leur exclusion du groupe des remanieurs de surface proposé au cours de notre étude *in situ*.

## Bibliographie

**Mermillod-Blondin F., Gérino M., Creuzé des Châtelliers M. et Degrange V. (2002)** Functional diversity among 3 detritivorous hyporheic invertebrates: an experimental study in microcosms. *Journal of the North American Benthological Society*, 21, 132-149.

**Mermillod-Blondin F., Gerino M., Sauvage S. et Creuzé des Châtelliers M. (2004)** Influence of non-trophic interactions between benthic invertebrates on river sediment processes : a microcosm study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 1817-1831

## Annexe III : Listes faunistiques des deux ruisseaux étudiés pour l'étude de la biodiversité des communautés de macroinvertébrés des zones de dépôt en 2011

**Tableau AIII.1.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Bergnassonne (Bg) en hiver (H). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).....258

**Tableau AIII.2.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Bergnassonne (Bg) au printemps (P). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).....260

**Tableau AIII.3.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Bergnassonne (Bg) en été (E). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP)..... 262

**Tableau AIII.4.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Bergnassonne (Bg) en automne (A). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).....264

**Tableau AIII.5.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Lampy (L) en hiver (H). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).....266

**Tableau AIII.6.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Lampy (L) au printemps (P). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).....268

**Tableau AIII.7.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Lampy (L) en été (E). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).....270

**Tableau AIII.8.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Lampy (L) en automne (A). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).....272

**Tableau AIII.1.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Bergnassonne (Bg) en hiver (H). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP)

Classe	Ordre	Famille	PPTP	Bg_Z1_H	Bg_Z2_H	Bg_Z3_H	Bg_Z4_H	Bg_Z5_H
<b>Clitellata</b>			Clitellata	0	0	0	0	0
<b>Bivalvia</b>			Bivalvia	40	10	10	0	0
<b>Crustacea</b>	<b>Amphipoda</b>	<b>Gammaridae</b>	Gammarus sp.	0	0	0	0	0
<b>Gastropoda</b>			Gastropoda	0	0	0	0	0
<b>Hydracarina</b>			Hydracarina	20	50	30	30	10
<b>Insecta</b>	<b>Coleoptera</b>	<b>Elmidae</b>	Dupophilus sp.	0	0	0	60	0
			Elmis sp.	0	0	40	0	50
			Esolus sp.	0	0	60	0	10
			Limnius sp.	20	10	200	0	50
	<b>Diptera</b>	<b>Athericidae</b>	Athericidae	0	0	0	40	0
		<b>Ceratopogonidae</b>	Ceratopogoninae	370	430	230	120	20
		<b>Chironomidae</b>	Chironomini	950	990	710	180	110
			Orthoclaadiinae	420	3730	480	410	60
			Tanypodinae	190	820	530	950	30
			Tanytarsini	2110	11300	1010	990	60
		<b>Empididae</b>	Empididae	10	10	0	20	0
		<b>Limoniidae</b>	Hexatoma sp.	40	30	150	190	60
			Pilaria sp.	10	0	0	10	0
			Pediciini	0	0	0	0	10
			Limoniidae	0	20	0	10	0
		<b>Simuliidae</b>	Prosimuliini	0	0	20	0	0
			Simuliini	110	20	0	40	0
		<b>Tabanidae</b>	Tabanidae	10	90	0	20	0
	<b>Ephemeroptera</b>	<b>Baetidae</b>	Baetis sp.	30	0	0	10	0
		<b>Ephemerellidae</b>	Ephemerella sp.	0	0	0	0	0
		<b>Ephemeridae</b>	Ephemerella sp.	60	110	20	10	0
		<b>Heptageniidae</b>	Ecdyonurus sp.	0	10	10	20	0
			Heptagenia sp.	0	0	0	0	0
			Rhithrogena sp.	0	0	0	0	0
		<b>Leptophlebiidae</b>	Habroleptoides sp.	30	0	20	170	20
			Habrophlebia sp.	170	200	0	70	0
			Paraleptophlebia sp.	60	0	10	0	0
			Leptophlebiidae	0	0	160	140	0
	<b>Megaloptera</b>	<b>Sialidae</b>	Sialis sp.	10	20	0	0	0
	<b>Odonata</b>	<b>Calopterygidae</b>	Calopteryx sp.	20	0	0	10	0
		<b>Cordulegasteridae</b>	Cordulegaster sp.	30	30	0	40	0
	<b>Plecoptera</b>	<b>Capniidae</b>	Capnia sp.	0	0	0	0	0
		<b>Chloroperlidae</b>	Siphonoperla sp.	20	0	0	0	0
			Chloroperlidae	10	0	0	10	0
		<b>Leuctridae</b>	Leuctra sp.	120	40	90	170	0
			Leuctridae	0	10	20	20	0
		<b>Nemouridae</b>	Amphinemura sp.	20	20	100	40	0
			Nemoura sp.	90	100	0	30	0
			Nemouridae	40	0	0	50	0
		<b>Perlodidae</b>	Perlodidae	10	0	0	0	0



Tableau AIII.1. Suite

Classe	Ordre	Famille	PPTP	Bg_Z1_H	Bg_Z2_H	Bg_Z3_H	Bg_Z4_H	Bg_Z5_H
	Trichoptera	Glossosomatidae	Agapetus sp.	0	0	10	60	0
			Glossosoma sp.	0	0	40	0	20
		Goeridae	Lithax sp.	0	0	0	0	0
		Leptoceridae	Oecetis sp.	0	0	0	0	0
		Limnephilidae	Potamophylax sp.	0	80	90	100	0
			Limnephilidae	0	0	0	30	0
		Odontoceridae	<i>Odontocerum albicorne</i>	30	20	70	50	10
		Psychomyidae	Lype sp.	0	10	0	10	0
		Sericostomatidae	Sericostoma sp.	60	100	90	120	0
Oligochaeta			Oligochaeta	40	60	60	40	10
Turbellaria	Tricladida	Planariidae	Polycelis sp.	0	0	0	0	0

**Tableau AIII.2.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Bergnassonne (Bg) au printemps (P). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP)

Classe	Ordre	Famille	PPTP	Bg_Z1_P	Bg_Z2_P	Bg_Z3_P	Bg_Z4_P	Bg_Z5_P
Clitellata			Clitellata	0	0	0	0	0
Bivalvia			Bivalvia	0	40	0	0	0
Crustacea	Amphipoda	Gammaridae	Gammarus sp.	0	0	10	0	0
Gastropoda			Gastropoda	0	0	0	0	0
Hydracarina			Hydracarina	10	0	10	30	40
Insecta	Coleoptera	Elmidae	Dupophilus sp.	80	20	50	0	430
			Elmis sp.	30	20	30	40	300
			Esolus sp.	30	0	20	10	210
			Limnius sp.	20	30	40	20	100
	Diptera	Athericidae	Athericidae	0	0	0	10	30
			Ceratopogoninae	40	40	30	40	40
			Chironomini	0	50	0	40	0
			Orthoclaudiinae	30	150	50	140	210
			Tanypodinae	400	270	310	220	1050
			Tanytarsini	180	60	30	150	130
		Empididae	Empididae	0	10	0	0	10
			Hexatoma sp.	10	20	30	40	50
		Limoniidae	Pilaria sp.	0	0	0	0	0
			Pediciini	0	0	0	0	0
			Limoniidae	0	0	0	0	0
			Simuliidae	0	0	0	0	0
		Simuliidae	Simuliini	0	0	0	0	0
			Simuliini	0	0	0	0	0
		Tabanidae	Tabanidae	0	0	0	0	0
			Tabanidae	0	0	0	0	0
	Ephemeroptera	Baetidae	Baetis sp.	0	0	0	0	0
			Ephemerella sp.	480	110	60	100	250
			Ephemerella sp.	0	60	0	30	10
		Heptageniidae	Ecdyonurus sp.	0	0	0	0	0
			Heptagenia sp.	0	0	0	0	0
			Rhithrogena sp.	0	0	0	0	0
		Leptophlebiidae	Habroleptoides sp.	10	10	0	0	160
			Habrophlebia sp.	10	80	80	30	1010
			Paraleptophlebia sp.	0	0	0	0	0
			Leptophlebiidae	0	0	0	0	0
	Megaloptera	Sialidae	Sialis sp.	0	0	0	0	0
			Sialis sp.	0	0	0	0	0
	Odonata	Calopterygidae	Calopteryx sp.	0	0	0	0	0
		Cordulegasteridae	Cordulegaster sp.	10	10	0	0	10
	Plecoptera	Capniidae	Capnia sp.	0	0	0	0	0
			Siphonoperla sp.	0	0	40	0	0
		Chloroperlidae	Chloroperlidae	0	0	0	0	0
			Leuctra sp.	0	0	60	40	440
		Leuctridae	Leuctridae	40	40	0	0	0
			Amphinemura sp.	0	0	0	0	10
		Nemouridae	Nemoura sp.	0	0	0	0	0
			Nemouridae	0	0	0	0	20
		Perlodidae	Perlodidae	0	0	0	0	0
			Perlodidae	0	0	0	0	0

Tableau AIII.2. Suite

Classe	Ordre	Famille	PPTP	Bg_Z1_P	Bg_Z2_P	Bg_Z3_P	Bg_Z4_P	Bg_Z5_P
	Trichoptera	Glossosomatidae	Agapetus sp.	0	0	10	0	0
			Glossosoma sp.	0	0	0	0	0
		Goeridae	Lithax sp.	0	0	0	0	0
		Leptoceridae	Oecetis sp.	0	0	0	0	0
		Limnephilidae	Potamophylax sp.	10	20	570	40	0
			Limnephilidae	10	0	10	0	0
		Odontoceridae	<i>Odontocerum albicorne</i>	30	60	120	50	0
		Psychomyidae	Lype sp.	0	0	0	0	0
		Sericostomatidae	Sericostoma sp.	10	60	40	120	150
Oligochaeta			Oligochaeta	0	0	0	10	0
Turbellaria	Tricladida	Planariidae	Polycelis sp.	0	0	0	0	0

**Tableau AIII.3.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Bergnassonne (Bg) en été (E). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP)

Classe	Ordre	Famille	PPTP	Bg_Z1_E	Bg_Z2_E	Bg_Z3_E	Bg_Z4_E	Bg_Z5_E
<b>Clitellata</b>			Clitellata	0	0	0	0	0
<b>Bivalvia</b>			Bivalvia	0	0	0	0	10
<b>Crustacea</b>	<b>Amphipoda</b>	<b>Gammaridae</b>	Gammarus sp.	0	0	0	0	0
<b>Gastropoda</b>			Gastropoda	0	0	0	0	0
<b>Hydracarina</b>			Hydracarina	10	20	20	20	0
<b>Insecta</b>	<b>Coleoptera</b>	<b>Elmidae</b>	Dupophilus sp.	0	20	10	100	30
			Elmis sp.	0	0	20	60	90
			Esolus sp.	0	20	0	40	0
			Limnius sp.	0	0	10	40	30
	<b>Diptera</b>	<b>Athericidae</b>	Athericidae	0	0	0	0	20
		<b>Ceratopogonidae</b>	Ceratopogoninae	30	0	40	20	40
		<b>Chironomidae</b>	Chironomini	0	10	0	10	0
			Orthocladinae	60	10	30	40	120
			Tanypodinae	200	50	100	10	140
			Tanytarsini	200	170	280	10	1010
		<b>Empididae</b>	Empididae	10	0	0	0	10
		<b>Limoniidae</b>	Hexatoma sp.	50	70	40	50	50
			Pilaria sp.	0	0	0	0	0
			Pediciini	0	0	0	0	0
			Limoniidae	0	0	0	0	0
		<b>Simuliidae</b>	Prosimuliini	0	0	0	30	0
			Simuliini	0	0	0	0	0
		<b>Tabanidae</b>	Tabanidae	0	0	0	0	0
	<b>Ephemeroptera</b>	<b>Baetidae</b>	Baetis sp.	0	0	10	90	10
		<b>Ephemerellidae</b>	Ephemerella sp.	0	0	0	0	10
		<b>Ephemeridae</b>	Ephemerella sp.	0	0	10	0	50
		<b>Heptageniidae</b>	Ecdyonurus sp.	0	0	0	0	0
			Heptagenia sp.	0	0	0	0	0
			Rhithrogena sp.	0	0	0	0	0
		<b>Leptophlebiidae</b>	Habroleptoides sp.	0	10	0	150	20
			Habrophlebia sp.	0	0	70	30	40
			Paraleptophlebia sp.	0	0	0	0	0
			Leptophlebiidae	0	0	420	380	160
	<b>Megaloptera</b>	<b>Sialidae</b>	Sialis sp.	0	10	0	0	0
	<b>Odonata</b>	<b>Calopterygidae</b>	Calopteryx sp.	0	0	0	30	0
		<b>Cordulegasteridae</b>	Cordulegaster sp.	0	20	0	0	10
	<b>Plecoptera</b>	<b>Capniidae</b>	Capnia sp.	0	0	0	0	0
		<b>Chloroperlidae</b>	Siphonoperla sp.	0	0	0	0	0
			Chloroperlidae	0	0	0	10	0
		<b>Leuctridae</b>	Leuctra sp.	10	0	60	70	100
			Leuctridae	80	60	180	670	110
		<b>Nemouridae</b>	Amphinemura sp.	0	0	20	0	0
			Nemoura sp.	0	0	0	0	0
			Nemouridae	20	0	140	160	110
		<b>Perlodidae</b>	Perlodidae	0	0	0	0	0

Tableau AIII.3. Suite

Classe	Ordre	Famille	PPTP	Bg_Z1_E	Bg_Z2_E	Bg_Z3_E	Bg_Z4_E	Bg_Z5_E
	Trichoptera	Glossosomatidae	Agapetus sp.	10	10	30	10	0
			Glossosoma sp.	0	0	0	0	0
		Goeridae	Lithax sp.	0	0	10	10	10
		Leptoceridae	Oecetis sp.	0	0	0	0	0
		Limnephilidae	Potamophylax sp.	0	0	0	0	0
			Limnephilidae	0	0	0	0	0
		Odontoceridae	<i>Odontocerum albicorne</i>	230	370	80	90	60
		Psychomyidae	Lype sp.	0	0	0	0	0
		Sericostomatidae	Sericostoma sp.	170	230	250	70	320
Oligochaeta			Oligochaeta	0	10	0	10	0
Turbellaria	Tricladida	Planariidae	Polycelis sp.	0	0	0	0	0

**Tableau AIII.4.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Bergnassonne (Bg) en automne (A). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).

Classe	Ordre	Famille	PPTP	Bg_Z1_A	Bg_Z2_A	Bg_Z3_A	Bg_Z4_A	Bg_Z5_A
Clitellata			Clitellata	0	0	0	0	0
Bivalvia			Bivalvia	10	0	0	30	0
Crustacea	Amphipoda	Gammaridae	<i>Gammarus</i> sp.	0	0	0	0	0
Gastropoda			Gastropoda	0	0	0	0	10
Hydracarina			Hydracarina	10	0	20	0	10
Insecta	Coleoptera	Elmidae	<i>Dupophilus</i> sp.	0	0	10	0	0
			<i>Elmis</i> sp.	40	30	70	0	0
			<i>Esolus</i> sp.	0	0	70	0	0
			<i>Limnius</i> sp.	20	30	0	0	0
	Diptera	Athericidae	Athericidae	0	0	10	0	20
			Ceratopogoninae	60	30	0	140	10
		Chironomidae	Chironomini	10	0	30	30	0
			Orthoclaadiinae	380	100	350	710	1090
			Tanypodinae	470	90	370	190	350
			Tanytarsini	350	280	1070	570	170
			Empididae	0	0	0	0	0
		Limoniidae	<i>Hexatoma</i> sp.	20	0	30	0	0
			<i>Pilaria</i> sp.	0	0	0	0	0
			Pediciini	0	0	0	0	0
			Limoniidae	0	0	0	0	0
		Simuliidae	Prosimuliini	0	0	0	0	0
			Simuliini	0	0	0	0	0
		Tabanidae	Tabanidae	0	0	0	0	0
	Ephemeroptera	Baetidae	<i>Baetis</i> sp.	70	130	110	70	20
			<i>Ephemerella</i> sp.	0	0	0	0	0
		Ephemerellidae	<i>Ephemerella</i> sp.	20	10	10	0	0
		Ephemeridae	<i>Ephemerella</i> sp.	20	10	10	0	0
			<i>Ecdyonurus</i> sp.	0	20	0	0	0
			<i>Heptagenia</i> sp.	0	0	0	0	0
			<i>Rhithrogena</i> sp.	0	0	0	0	0
		Leptophlebiidae	<i>Habroleptoides</i> sp.	290	50	60	10	110
			<i>Habrophlebia</i> sp.	310	170	310	80	250
			<i>Paraleptophlebia</i> sp.	0	0	60	70	430
			Leptophlebiidae	0	0	0	0	0
	Megaloptera	Sialidae	<i>Sialis</i> sp.	0	0	10	0	0
	Odonata	Calopterygidae	<i>Calopteryx</i> sp.	60	20	0	0	70
		Cordulegasteridae	<i>Cordulegaster</i> sp.	50	30	20	0	70
	Plecoptera	Capniidae	<i>Capnia</i> sp.	20	0	10	10	30
			<i>Siphonoperla</i> sp.	0	0	0	0	0
		Chloroperlidae	Chloroperlidae	0	0	0	0	0
			<i>Leuctra</i> sp.	50	10	30	110	70
		Leuctridae	Leuctridae	0	0	0	0	0
			<i>Amphinemura</i> sp.	80	20	60	0	30
			<i>Nemoura</i> sp.	50	0	70	20	40
			Nemouridae	0	0	0	0	0
		Perlodidae	Perlodidae	0	0	0	0	0

Tableau AIII.4. Suite

Classe	Ordre	Famille	PPTP	Bg_Z1_A	Bg_Z2_A	Bg_Z3_A	Bg_Z4_A	Bg_Z5_A
	Trichoptera	Glossosomatidae	<i>Agapetus</i> sp.	0	0	0	20	0
			<i>Glossosoma</i> sp.	0	0	0	0	0
		Goeridae	<i>Lithax</i> sp.	0	0	0	10	0
		Leptoceridae	<i>Oecetis</i> sp.	20	0	10	0	40
		Limnephilidae	<i>Potamophylax</i> sp.	0	20	80	80	110
			Limnephilidae	0	0	10	10	0
		Odontoceridae	<i>Odontocerum albicorne</i>	80	0	30	0	0
		Psychomyidae	<i>Lype</i> sp.	30	0	0	0	0
		Sericostomatidae	<i>Sericostoma</i> sp.	470	40	180	20	30
Oligochaeta			Oligochaeta	20	60	180	120	20
Turbellaria	Tricladida	Planariidae	<i>Polycelis</i> sp.	0	0	0	0	0

**Tableau AIII.5.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Lampy (Bg) en hiver (H). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).

Classe	Ordre	Famille	PPTP	L_Z1_H	L_Z2_H	L_Z3_H	L_Z4_H	L_Z5_H
<b>Clitellata</b>			Clitellata	0	0	0	0	0
<b>Bivalvia</b>			Bivalvia	10	70	50	110	10
<b>Crustacea</b>	<b>Amphipoda</b>	<b>Gammaridae</b>	Gammarus sp.	70	130	80	170	50
<b>Gastropoda</b>			Gastropoda	0	0	0	0	0
<b>Hydracarina</b>			Hydracarina	10	10	110	10	0
<b>Insecta</b>	<b>Coleoptera</b>	<b>Elmidae</b>	Dupophilus sp.	0	0	0	0	0
			Elmis sp.	0	0	0	0	0
			Esolus sp.	80	0	20	0	0
			Limnius sp.	140	0	70	10	10
	<b>Diptera</b>	<b>Athericidae</b>	Athericidae	0	10	0	0	0
		<b>Ceratopogonidae</b>	Ceratopogoninae	0	200	280	70	20
		<b>Chironomidae</b>	Chironomini	20	790	450	30	50
			Orthocladiinae	360	500	350	430	250
			Tanypodinae	0	1050	1630	460	1320
			Tanytarsini	1260	8960	5710	1530	7400
		<b>Empididae</b>	Empididae	40	60	360	10	40
		<b>Limoniidae</b>	Hexatoma sp.	0	70	290	40	110
			Pilaria sp.	0	0	20	10	0
			Pediciini	80	0	20	0	0
			Limoniidae	0	20	0	0	0
		<b>Simuliidae</b>	Prosimuliini	0	0	0	0	0
			Simuliini	0	0	30	0	0
		<b>Tabanidae</b>	Tabanidae	0	0	0	0	0
	<b>Ephemeroptera</b>	<b>Baetidae</b>	Baetis sp.	40	30	10	50	10
		<b>Ephemerellidae</b>	Ephemerella sp.	70	30	0	0	0
		<b>Ephemeridae</b>	Ephemerella sp.	0	0	0	0	0
		<b>Heptageniidae</b>	Ecdyonurus sp.	20	10	0	50	0
			Heptagenia sp.	30	0	0	0	0
			Rhithrogena sp.	0	0	0	0	20
		<b>Leptophlebiidae</b>	Habroleptoides sp.	0	10	0	0	60
			Habrophlebia sp.	0	0	0	0	10
			Paraleptophlebia sp.	0	0	10	0	0
			Leptophlebiidae	0	0	0	0	0
	<b>Megaloptera</b>	<b>Sialidae</b>	Sialis sp.	0	30	30	0	0
	<b>Odonata</b>	<b>Calopterygidae</b>	Calopteryx sp.	0	0	0	0	0
		<b>Cordulegasteridae</b>	Cordulegaster sp.	0	40	20	10	0
	<b>Plecoptera</b>	<b>Capniidae</b>	Capnia sp.	0	0	0	0	0
		<b>Chloroperlidae</b>	Siphonoperla sp.	0	0	0	0	0
			Chloroperlidae	10	0	0	0	0
		<b>Leuctridae</b>	Leuctra sp.	50	90	140	40	120
			Leuctridae	0	0	0	0	0
		<b>Nemouridae</b>	Amphinemura sp.	0	0	0	10	10
			Nemoura sp.	0	0	0	70	10
			Nemouridae	0	0	0	0	0
		<b>Perlodidae</b>	Perlodidae	20	0	0	10	0



Tableau AIII.5. Suite

Classe	Ordre	Famille	PPTP	L_Z1_H	L_Z2_H	L_Z3_H	L_Z4_H	L_Z5_H
	Trichoptera	Glossosomatidae	Agapetus sp.	0	0	0	0	0
			Glossosoma sp.	0	0	0	0	0
		Goeridae	Lithax sp.	0	0	10	20	0
		Leptoceridae	Oecetis sp.	0	0	0	0	0
		Limnephilidae	Potamophylax sp.	20	80	10	60	0
			Limnephilidae	10	0	10	0	0
		Odontoceridae	<i>Odontocerum albicorne</i>	30	130	110	10	20
		Psychomyidae	Lype sp.	0	0	0	0	0
		Sericostomatidae	Sericostoma sp.	50	0	80	0	0
Oligochaeta			Oligochaeta	0	60	20	50	0
Turbellaria	Tricladida	Planariidae	Polycelis sp.	0	0	0	0	0

**Tableau AIII.6.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Lampy (Bg) au printemps (P). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).

Classe	Ordre	Famille	PPTP	L_Z1_P	L_Z2_P	L_Z3_P	L_Z4_P	L_Z5_P
<b>Clitellata</b>			Clitellata	10	0	0	0	0
<b>Bivalvia</b>			Bivalvia	0	0	0	220	0
<b>Crustacea</b>	<b>Amphipoda</b>	<b>Gammaridae</b>	Gammarus sp.	1170	20	330	440	50
<b>Gastropoda</b>			Gastropoda	0	0	0	10	0
<b>Hydracarina</b>			Hydracarina	40	50	100	40	20
<b>Insecta</b>	<b>Coleoptera</b>	<b>Elmidae</b>	Dupophilus sp.	0	0	0	0	0
			Elmis sp.	60	50	0	0	0
			Esolus sp.	30	0	20	20	60
			Limnius sp.	30	60	100	0	180
	<b>Diptera</b>	<b>Athericidae</b>	Athericidae	0	0	0	0	0
		<b>Ceratopogonidae</b>	Ceratopogoninae	0	0	20	80	0
		<b>Chironomidae</b>	Chironomini	30	10	160	670	0
			Orthocladinae	240	80	420	110	70
			Tanypodinae	140	10	460	2550	130
			Tanytarsini	130	20	830	2940	70
		<b>Empididae</b>	Empididae	40	0	10	0	0
		<b>Limoniidae</b>	Hexatoma sp.	0	20	50	50	10
			Pilaria sp.	0	0	0	30	0
			Pediciini	0	0	0	0	0
			Limoniidae	0	0	0	0	0
		<b>Simuliidae</b>	Prosimuliini	0	0	0	10	0
			Simuliini	0	0	0	0	0
		<b>Tabanidae</b>	Tabanidae	0	0	0	0	0
	<b>Ephemeroptera</b>	<b>Baetidae</b>	Baetis sp.	40	0	0	0	0
		<b>Ephemerellidae</b>	Ephemerella sp.	70	0	70	0	470
		<b>Ephemeridae</b>	Ephemerella sp.	0	0	0	0	0
		<b>Heptageniidae</b>	Ecdyonurus sp.	20	0	0	0	0
			Heptagenia sp.	0	0	0	0	10
			Rhithrogena sp.	0	0	0	0	0
		<b>Leptophlebiidae</b>	Habroleptoides sp.	70	0	0	0	0
			Habrophlebia sp.	0	0	20	0	0
			Paraleptophlebia sp.	0	0	0	0	0
			Leptophlebiidae	0	0	0	0	0
	<b>Megaloptera</b>	<b>Sialidae</b>	Sialis sp.	10	0	0	0	0
	<b>Odonata</b>	<b>Calopterygidae</b>	Calopteryx sp.	0	0	0	0	0
		<b>Cordulegasteridae</b>	Cordulegaster sp.	0	0	0	20	0
	<b>Plecoptera</b>	<b>Capniidae</b>	Capnia sp.	0	0	0	0	0
		<b>Chloroperlidae</b>	Siphonoperla sp.	350	10	30	0	0
			Chloroperlidae	0	0	0	10	0
		<b>Leuctridae</b>	Leuctra sp.	0	0	0	0	0
			Leuctridae	10	0	0	0	0
		<b>Nemouridae</b>	Amphinemura sp.	0	0	0	0	0
			Nemoura sp.	0	0	0	0	0
			Nemouridae	10	0	0	0	0
		<b>Perlodidae</b>	Perlodidae	0	0	0	0	0

Tableau AIII.6. Suite

Classe	Ordre	Famille	PPTP	L_Z1_P	L_Z2_P	L_Z3_P	L_Z4_P	L_Z5_P
	Trichoptera	Glossosomatidae	Agapetus sp.	0	10	0	0	10
			Glossosoma sp.	0	0	0	0	0
		Goeridae	Lithax sp.	0	0	0	0	0
		Leptoceridae	Oecetis sp.	0	0	0	0	0
		Limnephilidae	Potamophylax sp.	1000	10	280	60	0
			Limnephilidae	0	0	0	0	0
		Odontoceridae	<i>Odontocerum albicorne</i>	160	140	50	10	200
		Psychomyidae	Lype sp.	0	0	0	0	0
		Sericostomatidae	Sericostoma sp.	20	0	20	0	0
Oligochaeta			Oligochaeta	0	0	0	230	0
Turbellaria	Tricladida	Planariidae	Polycelis sp.	0	0	0	0	0

**Tableau AIII.7.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Lampy (Bg) en été (E). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).

Classe	Ordre	Famille	PPTP	L_Z1_E	L_Z2_E	L_Z3_E	L_Z4_E	L_Z5_E
<b>Clitellata</b>			Clitellata	0	0	0	0	10
<b>Bivalvia</b>			Bivalvia	10	40	0	120	20
<b>Crustacea</b>	<b>Amphipoda</b>	<b>Gammaridae</b>	Gammarus sp.	170	60	50	80	60
<b>Gastropoda</b>			Gastropoda	0	0	10	0	0
<b>Hydracarina</b>			Hydracarina	20	10	10	0	20
<b>Insecta</b>	<b>Coleoptera</b>	<b>Elmidae</b>	Dupophilus sp.	10	0	0	0	0
			Elmis sp.	0	0	0	0	0
			Esolus sp.	20	10	50	0	50
			Limnius sp.	50	30	30	40	20
	<b>Diptera</b>	<b>Athericidae</b>	Athericidae	0	0	0	0	0
		<b>Ceratopogonidae</b>	Ceratopogoninae	20	60	50	0	0
		<b>Chironomidae</b>	Chironomini	0	200	70	50	0
			Orthocladinae	130	890	660	230	10
			Tanypodinae	0	170	280	20	0
			Tanytarsini	90	6740	3430	480	100
		<b>Empididae</b>	Empididae	0	50	60	10	0
		<b>Limoniidae</b>	Hexatoma sp.	0	90	50	20	10
			Pilaria sp.	0	0	0	0	0
			Pediciini	40	0	0	0	0
			Limoniidae	0	0	0	0	0
		<b>Simuliidae</b>	Prosimuliini	0	0	0	0	0
			Simuliini	0	0	0	0	0
		<b>Tabanidae</b>	Tabanidae	0	0	0	0	0
	<b>Ephemeroptera</b>	<b>Baetidae</b>	Baetis sp.	0	0	0	10	30
		<b>Ephemerellidae</b>	Ephemerella sp.	0	0	0	10	0
		<b>Ephemeridae</b>	Ephemerella sp.	0	0	0	0	0
		<b>Heptageniidae</b>	Ecdyonurus sp.	0	0	0	0	0
			Heptagenia sp.	0	0	0	0	0
			Rhithrogena sp.	0	0	0	0	0
		<b>Leptophlebiidae</b>	Habroleptoides sp.	20	0	0	0	310
			Habrophlebia sp.	0	0	10	0	0
			Paraleptophlebia sp.	0	0	0	0	0
			Leptophlebiidae	0	0	30	0	0
	<b>Megaloptera</b>	<b>Sialidae</b>	Sialis sp.	0	10	50	0	0
	<b>Odonata</b>	<b>Calopterygidae</b>	Calopteryx sp.	0	0	0	0	0
		<b>Cordulegasteridae</b>	Cordulegaster sp.	0	10	0	20	0
	<b>Plecoptera</b>	<b>Capniidae</b>	Capnia sp.	0	0	0	0	0
		<b>Chloroperlidae</b>	Siphonoperla sp.	0	0	0	0	0
			Chloroperlidae	0	0	0	0	50
		<b>Leuctridae</b>	Leuctra sp.	0	0	0	0	10
			Leuctridae	90	30	160	50	350
		<b>Nemouridae</b>	Amphinemura sp.	0	0	0	0	0
			Nemoura sp.	0	0	0	0	0
			Nemouridae	0	80	390	20	160
		<b>Perlodidae</b>	Perlodidae	0	0	0	0	0

Tableau AIII.7. Suite

Classe	Ordre	Famille	PPTP	L_Z1_E	L_Z2_E	L_Z3_E	L_Z4_E	L_Z5_E
	Trichoptera	Glossosomatidae	Agapetus sp.	0	0	0	0	0
			Glossosoma sp.	0	0	0	0	0
		Goeridae	Lithax sp.	10	0	0	0	0
		Leptoceridae	Oecetis sp.	0	0	0	0	0
		Limnephilidae	Potamophylax sp.	10	60	0	0	0
			Limnephilidae	0	0	0	0	0
		Odontoceridae	<i>Odontocerum albicorne</i>	120	110	40	0	0
		Psychomyidae	Lype sp.	0	0	0	0	0
		Sericostomatidae	Sericostoma sp.	0	20	0	0	0
Oligochaeta			Oligochaeta	10	20	30	120	0
Turbellaria	Tricladida	Planariidae	Polycelis sp.	0	0	0	0	10

**Tableau AIII.8.** Listes faunistiques et densité (en ind.m<sup>-2</sup>) des macroinvertébrés échantillonnés au filet troubleau (0,1 m<sup>2</sup>) dans les cinq zones de dépôt (Z 1 à 5) du ruisseau Lampy (Bg) en automne (A). Les organismes ont été déterminés au plus petit taxon possible (PPTP).

Classe	Ordre	Famille	PPTP	L_Z1_A	L_Z2_A	L_Z3_A	L_Z4_A	L_Z5_A
<b>Clitellata</b>			Clitellata	0	0	0	0	0
<b>Bivalvia</b>			Bivalvia	20	10	10	130	10
<b>Crustacea</b>	<b>Amphipoda</b>	<b>Gammaridae</b>	Gammarus sp.	1980	300	580	480	60
<b>Gastropoda</b>			Gastropoda	0	0	0	0	10
<b>Hydracarina</b>			Hydracarina	60	20	10	0	0
<b>Insecta</b>	<b>Coleoptera</b>	<b>Elmidae</b>	Dupophilus sp.	10	0	0	0	0
			Elmis sp.	30	0	0	0	0
			Esolus sp.	10	10	10	0	0
			Limnius sp.	40	170	40	0	10
	<b>Diptera</b>	<b>Athericidae</b>	Athericidae	0	0	0	0	0
		<b>Ceratopogonidae</b>	Ceratopogoninae	0	10	10	60	10
		<b>Chironomidae</b>	Chironomini	390	50	140	460	0
			Orthocladinae	820	350	800	740	340
			Tanypodinae	320	540	1430	230	490
			Tanytarsini	7540	3620	10110	3770	7280
		<b>Empididae</b>	Empididae	60	10	270	40	50
		<b>Limoniidae</b>	Hexatoma sp.	10	30	30	0	0
			Pilaria sp.	0	0	0	10	0
			Pediciini	0	0	0	0	0
			Limoniidae	0	0	0	0	0
		<b>Simuliidae</b>	Prosimuliini	0	0	0	10	0
			Simuliini	10	0	0	0	0
		<b>Tabanidae</b>	Tabanidae	0	0	0	10	0
	<b>Ephemeroptera</b>	<b>Baetidae</b>	Baetis sp.	140	150	30	40	180
		<b>Ephemerellidae</b>	Ephemerella sp.	0	0	0	0	0
		<b>Ephemeridae</b>	Ephemerella sp.	0	0	0	0	0
		<b>Heptageniidae</b>	Ecdyonurus sp.	0	10	0	0	10
			Heptagenia sp.	0	0	0	0	0
			Rhithrogena sp.	0	0	0	20	0
		<b>Leptophlebiidae</b>	Habroleptoides sp.	80	50	100	0	20
			Habrophlebia sp.	10	30	70	0	0
			Paraleptophlebia sp.	0	0	0	0	0
			Leptophlebiidae	40	0	0	0	0
	<b>Megaloptera</b>	<b>Sialidae</b>	Sialis sp.	10	0	10	0	0
	<b>Odonata</b>	<b>Calopterygidae</b>	Calopteryx sp.	10	10	20	0	0
		<b>Cordulegasteridae</b>	Cordulegaster sp.	0	10	0	20	0
	<b>Plecoptera</b>	<b>Capniidae</b>	Capnia sp.	0	0	0	0	0
		<b>Chloroperlidae</b>	Siphonoperla sp.	20	0	0	0	0
			Chloroperlidae	0	0	0	0	0
		<b>Leuctridae</b>	Leuctra sp.	180	180	170	70	180
			Leuctridae	0	0	0	0	0
		<b>Nemouridae</b>	Amphinemura sp.	10	0	0	0	0
			Nemoura sp.	220	70	150	50	20
			Nemouridae	0	0	0	0	0
		<b>Perlodidae</b>	Perlodidae	0	0	10	0	0

Tableau AIII.8. Suite

Classe	Ordre	Famille	PPTP	L_Z1_A	L_Z2_A	L_Z3_A	L_Z4_A	L_Z5_A
	Trichoptera	Glossosomatidae	Agapetus sp.	0	0	0	0	0
			Glossosoma sp.	0	0	0	0	0
		Goeridae	Lithax sp.	0	10	0	0	10
		Leptoceridae	Oecetis sp.	0	0	0	0	0
		Limnephilidae	Potamophylax sp.	400	70	50	10	60
			Limnephilidae	0	0	0	0	40
		Odontoceridae	<i>Odontocerum albicorne</i>	30	30	20	30	0
		Psychomyidae	Lype sp.	0	0	0	0	0
		Sericostomatidae	Sericostoma sp.	10	10	10	0	0
Oligochaeta			Oligochaeta	10	80	60	220	20
Turbellaria	Tricladida	Planariidae	Polycelis sp.	0	10	0	0	0





## **Annexe IV : Profil écologique des taxons caractéristiques des zones de dépôt**

**Tableau AIV.** Profil écologique des taxons caractéristiques des zones de dépôt. Distribution des fréquences d'affinité des taxons pour les différentes modalités de différents traits bioécologiques.....276

**Tableau AIV.** Profil écologique des taxons caractéristiques des zones de dépôt. Distribution des fréquences d'affinité des taxons pour les différentes modalités de différents traits bioécologiques.

Taxon	Type de nourriture							Générations/an		Cycle de vie		Taille maximale				
	Vertébrés	Macroinvertébrés vivants	Microinvertébrés vivants	Animaux morts	Macrophytes vivants	Végétaux morts	Detritus	Microorganismes	>1	1.00	<1an	>4cm	2-4cm	1-2cm	0,5-1cm	<0,5cm
<i>Gammarus</i>	0	0.07	0.14	0.14	0.07	0.14	0.36	0.07	0	1	0.75	0	0.50	0.50	0	0
Athericidae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0.25	0	0.54	0.46	0	0
<i>Hexatoma</i>	0	0.50	0	0	0	0.10	0.30	0.10	0	0.25	0.75	0	0	0.25	0.75	0
Ceratopogoninae	0	0.20	0.40	0.10	0	0.20	0	0.10	0	0.50	0.50	0	0	0.75	0.25	0
Chironomini	0	0.09	0.09	0	0.18	0.18	0	0.45	0	0.75	0.25	0	0	0.33	0.50	0.17
Orthocladinae	0	0	0.13	0	0.13	0.50	0	0.25	0	0.75	0.25	0	0	0.20	0.60	0.20
Tanytarsini	0	0	0	0	0	0.25	0.13	0.50	0.13	0.50	0.50	0	0	0	0.60	0.40
<i>Dupophilus</i>	0	0	0	0	0	0.75	0	0.25	0	0	0.75	0.25	0	0	0	1
<i>Esolus</i>	0	0	0	0	0	0.75	0	0.25	0	0	0.75	0.25	0	0	0	1
<i>Limnius</i>	0	0	0	0	0	0.75	0	0.25	0	0	0.75	0.25	0	0	0	1
<i>Ephemera</i>	0	0	0.25	0	0	0.13	0.25	0.38	0	0	0.25	0.75	0	1	0	0
<i>Ephemerella</i>	0	0	0.08	0	0.25	0.33	0.25	0.08	0	0.25	0.75	0	0	0	1	0
<i>Habroleptoides</i>	0	0	0	0	0	0.38	0.13	0.38	0.13	0	1	0	0	0.75	0.25	0
<i>Habrophlebia</i>	0	0	0	0	0	0.43	0.43	0.14	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Leuctra</i>	0	0	0	0.14	0.29	0.29	0.14	0.14	0	0	0.75	0.25	0	0.25	0.75	0
<i>Odontocerum</i>	0	0.22	0.33	0	0.33	0.11	0	0	0	0	0.60	0.40	0	0.25	0.75	0
<i>Potamophylax</i>	0	0.29	0	0	0.29	0	0.43	0	0	0	1.00	0	0	0.75	0.25	0
<i>Sericostoma</i>	0	0.13	0.13	0	0.25	0.13	0.38	0	0	0.17	0.50	0.33	0	0	1	0
<i>Cordulegaster</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.00	1	0	0.60	0.40	0
Bivalvia	0.11	0	0.24	0	0.07	0.29	0.10	0.20	0	0.15	0.85	0	0.55	0.16	0.19	0.04
Gastropoda	0	0.04	0.05	0.09	0.18	0.36	0.24	0.05	0	0.08	0.89	0.03	0.01	0.12	0.25	0.45
Oligochaeta	0	0	0	0	0	0.23	0	0.58	0.19	0.73	0.27	0	0.73	0.09	0.10	0.03

Tableau AIV. Suite

Taxon	Microhabitat								Relation au substrat						Mode de nutrition								
	Vase	Litière	Brindilles, racines	Microphytes	Macrophytes	Argile	Sable	Gravier	Fixation	Interstitiel	Fouisseur	Rampant	Nageur pleine eau	Nageur surface	Vol	Parasite	Prédateur	Perceur	Filtreur	Racleur	Déchiqueteur	Deposivore	Absorbeur
<i>Gammarus</i>	0	0.17	0.17	0.08	0.13	0.04	0.08	0.13	0	0.17	0	0.50	0.33	0	0	0	0	0	0	0.25	0.75	0	0
Athericidae	0.14	0.04	0.04	0	0.16	0.10	0.21	0.13	0	0.15	0	0.85	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Hexatoma</i>	0.19	0.19	0	0	0.06	0.19	0.19	0.13	0	0	0.80	0.20	0	0	0	0	0.60	0	0	0.20	0.20	0	0
Ceratopogoninae	0.17	0.04	0.13	0.13	0.13	0.04	0.17	0.13	0	0	0.38	0.13	0.38	0.13	0	0	0.60	0	0	0.20	0.20	0.20	0
Chironomini	0.17	0.04	0.13	0	0.21	0.08	0.13	0.08	0.22	0.11	0.22	0.33	0.11	0	0	0.10	0.10	0	0.20	0.10	0.20	0.30	0
Orthocladiinae	0.05	0.10	0	0.10	0.20	0.05	0.10	0.15	0.13	0.25	0.13	0.38	0.13	0	0	0.17	0	0	0.17	0.50	0	0.17	0
Tanytarsini	0.12	0.12	0.12	0	0.24	0.06	0.12	0.06	0.25	0.13	0	0.38	0.25	0	0	0	0	0	0.13	0.25	0.25	0.38	0
<i>Dupophilus</i>	0	0	0	0	0.22	0	0.11	0.33	0	0	0	0.80	0.00	0	0.20	0	0	0	0	0.75	0.25	0	0
<i>Esolus</i>	0	0	0	0	0.20	0.10	0.30	0.30	0	0.17	0	0.67	0.00	0	0.17	0	0	0	0	0.75	0.25	0	0
<i>Limnius</i>	0	0	0	0	0.25	0.08	0.25	0.25	0	0.17	0	0.67	0.00	0	0.17	0	0	0	0	0.75	0.25	0	0
<i>Ephemera</i>	0.19	0.06	0.06	0	0.06	0.06	0.31	0.25	0	0.00	0.80	0.20	0.00	0	0	0	0.13	0	0.38	0	0.38	0.13	0
<i>Ephemerella</i>	0.05	0.11	0.21	0	0.26	0.05	0.05	0.11	0	0	0	0.83	0.17	0	0	0	0.17	0	0	0.33	0.33	0.17	0
<i>Habroleptoides</i>	0.10	0.10	0.20	0	0	0	0.10	0.20	0	0	0.25	0.75	0	0	0	0	0	0	0	0.60	0.40	0	0
<i>Habrophlebia</i>	0.10	0.30	0.20	0	0.20	0.10	0.10	0	0	0	0	0.75	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0.25	0
<i>Leuctra</i>	0	0.10	0.19	0	0.19	0.10	0.10	0.14	0	0.13	0.25	0.63	0	0	0	0	0	0	0	0.20	0.60	0.20	0
<i>Odontocerum</i>	0	0.14	0	0	0.14	0.29	0.21	0.07	0	0	0.40	0.60	0	0	0	0	0.50	0	0	0	0.50	0	0
<i>Potamophylax</i>	0	0.11	0.11	0	0	0	0.22	0.22	0	0	0	1	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0.75	0	0
<i>Sericostoma</i>	0	0.25	0.20	0	0.10	0.10	0.10	0.10	0	0.17	0.17	0.67	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.75	0	0
<i>Cordulegaster</i>	0.21	0.14	0	0	0	0.14	0.21	0.21	0	0	0.80	0.20	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Bivalvia	0.17	0.02	0.08	0.21	0.04	0.15	0.27	0.07	0.32	0.01	0.52	0.09	0.06	0	0	0.16	0	0.16	0.69	0	0	0	0
Gastropoda	0.15	0.03	0.06	0.08	0.25	0.05	0.03	0.10	0.09	0.02	0.18	0.64	0	0.07	0	0	0.01	0	0.13	0.64	0.21	0	0
Oligochaeta	0.16	0.06	0.04	0.04	0.13	0.10	0.14	0.21	0.04	0.60	0.30	0	0.06	0	0	0	0	0.00	0	0.06	0	0.76	0.18

Tableau AIV. Fin

Taxon	Courant				Température			Degré de trophie		
	Rapide	Moyen	Lent	Nul	Eurytherme	Thermophile	Psychrophile	Eutrophe	Mesotrophe	Oligotrophe
<i>Gammarus</i>	0.14	0.43	0.29	0.14	0.75	0	0.25	0	0.50	0.50
Athericidae	0	0.32	0.56	0.12	1	0	0	0	0.37	0.63
<i>Hexatoma</i>	0	0.25	0.50	0.25	1	0	0	0	0.50	0.50
Ceratopogoninae	0	0.20	0.20	0.60	1	0	0	0.33	0.33	0.33
Chironomini	0	0	0.25	0.75	0.50	0.33	0.17	0.60	0.40	0
Orthocladinae	0.22	0.22	0.33	0.22	0.50	0	0.50	0.20	0.40	0.40
Tanytarsini	0.14	0.29	0.29	0.29	0.50	0.33	0.17	0.17	0.50	0.33
<i>Dupophilus</i>	0.25	0.38	0.38	0	0.75	0	0.25	0	0.40	0.60
<i>Esolus</i>	0.17	0.33	0.50	0	0.75	0	0.25	0	0.40	0.60
<i>Limnius</i>	0.25	0.38	0.38	0	0.75	0	0.25	0	0.40	0.60
<i>Ephemera</i>	0	0.33	0.50	0.17	1	0	0	0.25	0.50	0.25
<i>Ephemerella</i>	0.14	0.43	0.43	0	0.67	0.33	0	0	0.60	0.40
<i>Habroleptoides</i>	0	0.40	0.40	0.20	1	0	0	0	0.25	0.75
<i>Habrophlebia</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0.75	0.25
<i>Leuctra</i>	0.29	0.29	0.29	0.14	0.60	0	0.40	0	0.25	0.75
<i>Odontocerum</i>	0.25	0.75	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Potamophylax</i>	0.38	0.38	0.25	0	0.50	0	0.50	0	0.50	0.50
<i>Sericostoma</i>	0.17	0.33	0.50	0	1	0	0	0	0.40	0.60
<i>Cordulegaster</i>	0.20	0.40	0.40	0	0.75	0	0.25	0	0	1
Bivalvia	0.02	0.19	0.43	0.36	0.80	0.13	0.07	0.19	0.41	0.40
Gastropoda	0.08	0.18	0.34	0.40	0.85	0.09	0.06	0.25	0.45	0.30
Oligochaeta	0.16	0.27	0.34	0.24	0.58	0.16	0.25	0.29	0.38	0.33

**Title :** Ecological functioning of depositional zones in streams : contribution of benthic invertebrates to litter breakdown and bioturbation processes

**Supervisors :** Franck GILBERT and Antoine LECERF

**Place and date of defense :** Toulouse, 15<sup>th</sup> November 2013

---

## **Abstract**

Depositional zones in headwater streams are colonized by a diverse community of benthic macroinvertebrates. These habitats have unique physical features that promote the emergence of a complex food web. A strong seasonal variability was found for communities in the depositional zones of streams in the Montagne Noire region. The ecological functioning of these habitats was studied by focusing on litter breakdown and bioturbation. The intensity of these two processes is regulated by assemblages of specialized invertebrates : shredders and reworkers. We developed a method to quantify surface sediment reworking in order to assess this process in headwater streams. The capacity and mode of bioturbation differ substantially among stream reworkers. This work provides new empirical evidence on the biotic control of ecological functioning in streams.

---

**Keywords :** bioturbation, sediment reworking, litter breakdown, riparian vegetation, benthic macroinvertebrates, food webs, bioecological traits, imagery, litter bag, luminophores, gut contents, Montagne Noire

---

**Discipline :** Functional ecology

---

**Laboratoire :** Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, EcoLab UMR 5245 (CNRS-UPS-INPT), Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 TOULOUSE cedex 9, France



**Auteur :** Eve MONOURY

**Titre :** Fonctionnement écologique des zones de dépôt dans les ruisseaux : contribution des invertébrés benthiques aux processus de décomposition des litières et de bioturbation

**Directeurs de thèse :** Franck GILBERT et Antoine LECERF

**Lieu et date de soutenance :** Toulouse, le 15 Novembre 2013

---

## Résumé

Les zones de dépôts des ruisseaux de tête de bassin abritent des communautés macrobenthiques diversifiées. Les caractéristiques physiques de ces habitats permettent l'établissement d'un réseau trophique complexe. De fortes variations saisonnières de ces communautés ont été observées dans les ruisseaux de la Montagne Noire. Le fonctionnement écologique de ces habitats a été étudié via la décomposition des litières et la bioturbation. L'intensité de ces deux processus est régulée par les assemblages d'invertébrés spécialisés : les déchiqueteurs et les remanieurs. Une méthode de quantification du remaniement sédimentaire de surface a été développée permettant l'étude de ce processus dans les ruisseaux. Il existe de fortes différences interspécifiques dans la capacité et le mode de bioturbation chez les remanieurs des ruisseaux. Ce travail contribue à améliorer les connaissances relatives au contrôle biotique sur le fonctionnement écologiques des ruisseaux.

---

**Mots clés :** bioturbation, remaniement sédimentaire, décomposition des litières, ripisylve, macroinvertébrés benthiques, réseau trophique, traits bioécologiques, imagerie, sac à litière, luminophores, contenus digestifs, Montagne Noire

---

**Discipline :** Ecologie Fonctionnelle

---

**Laboratoire :** Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, EcoLab UMR 5245 (CNRS-UPS-INPT), Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 TOULOUSE cedex 9, France